Die Atemmale (Stigmen) der Honigbiene

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Bayerischen Friedrich Alexander Universität Erlangen

vorgelegt von

Otto Erich Wohlgemuth
aus Annaberg (Erzgebirge)

Tag der mündlichen Prüfung: 11. Juli 1929

Langensalza
Druck von Hermann Beyer & Söhne (Beyer & Mann)
1929

29:347

Referent: Geh. Reg.-Rat Professor Dr. A. Fleischmann.

Dekan: Professor Dr. Rudolph Reiger.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

I. Die Atemmale (Stigmen) der Honigbiene.

Von **O. E. Wohlgemuth,**
Assistent an der Landesanstalt für Bienenzucht in Erlangen.

Mit 26 Abbildungen.

Abgeschlossen am 1. Juni 1929.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1
Arbeitsgang 2
I. Die Atemmale am Bienenkörper 4
a) Larve 4
b) Erwachsene Biene 4
II. Die Hinterleibsmale 5
1. Die Lage der Hinterleibsmale 5
2. Der Bau der Hinterleibsmale 5
3. Die einzelnen Hinterleibsmale in ihren Abweichungen 11
III. Die Atemmale der Brust 14
1. a) Das erste Brustmal der Biene 14
b) Der Verschluß des ersten Brustmales und das Eindringen der Milben . 26
c) Das erste Brustmal von Hummel, Hornisse und Wespe 28
2. Das zweite Brustmal der Biene 32
IV. Beobachtungen über das Atmen der Bienen 36
V. Zusammenfassung 44
Schlußwort 44
Schrifttum 45

Einleitung.

Der Umstand, daß die Bienenmilbe Acarapis Woodi Hirst ausschließlich das erste Brustmalpaar als Eingangspforte in den Bienenkörper wählt, um sich in den kopfwärts ziehenden Luftröhren anzusiedeln, läßt vermuten, daß das erste Brustmal wesentlich im Bau von den übrigen abweicht.

Da aus dem Schrifttum keine erschöpfende Antwort auf diese Frage zu erlangen war, folgte ich gerne einer Anregung des Herrn Professor Dr. Enoch Zander, Bau und Bedeutung des ersten Brustmales eingehend zu untersuchen. Dabei stellte es sich bald als notwendig heraus,

nicht nur die bisherigen Angaben über die Atemmale der Biene überhaupt nachzuprüfen, sondern auch andere Hautflügler zum Vergleich heranzuziehen, wodurch mein ursprünglicher Arbeitsplan wesentlich erweitert wurde.

Meinem Institutsvorstand, Herrn Professor Dr. Enoch Zander bin ich für sein stets reges Interesse am Fortgang meiner Arbeit und seine stete Hilfsbereitschaft zu größtem Danke verpflichtet. Herrn Professor Dr. K. v. Frisch in München und Herrn Professor Dr. A. Fleischmann in Erlangen, an deren Instituten ich in den Winterhalbjahren arbeitete, sei ebenfalls für Ihre bereitwillige Unterstützung herzlichst gedankt.

Arbeitsweise.

Die Betrachtung der rund um die Atemöffnungen ausgeschnittenen Panzerteile gibt unter der Lupe oder im aufgehellten Ganzpräparat Aufschluß über die Lagebeziehungen der Einzelteile. Ich verwendete ihrer Größe wegen hauptsächlich Drohnen, die wohl ausgebildet und gebräunt, aber noch nicht geschlüpft waren. Das Chitin des Panzers ist noch nicht so spröde wie bei der erwachsenen Biene, und erleichtert durch seine Biegsamkeit die Arbeit ungemein. Die Verbindungshäute zwischen den Ringen sind bei einiger Vorsicht leicht zu lösen.

Zur genaueren Darstellung der eigentlichen Atemöffnung mußten geschlossene Schnittreihen und darnach stark vergrößerte Modelle hergestellt werden. Ich wählte wegen der Panzerstärke zum Schneiden junge, schon geschlüpfte Arbeitsbienen. Obwohl das Schneiden von älteren Puppen leichter gewesen wäre, sah ich davon ab, weil infolge der Entstehung der Luftröhren aus dem Außenblatt die Puppenhäute durch die Atemöffnungen in die Luftröhren hineinziehen und die spätere Auswertung der Schnitte erschweren. Aus diesem Grunde war ich gezwungen, erwachsene Bienen zu verwenden, die in heißem Wasser (80° C) gehärtet wurden. Um das Eindringen der Entwässerungsflüssigkeit zu erleichtern, brachte ich an verschiedenen Stellen des Körpers grobe Einschnitte an. Nach Abkühlung des Wassers wurden die Atemmale mit den umgebenden Panzerteilen ausgeschnitten und alle unwesentlichen Teile (Brustmuskeln usw.) entfernt. Um Schrumpfungen zu vermeiden, wurden die Stücke ganz allmählich in den hochprozentigen Alkohol überführt. Aus dem 80prozent. Alkohol kamen die Panzerteile zur Aufhellung und Erweichung des Chitins in Diaphanol. Darin blieben sie, bei etwa zweimaligem Wechsel der Flüssigkeit, etwa 3—4 Tage, dunkel und kühl verwahrt. Nach gründlichem Auswaschen in 80prozent. Alkohol wurden die erweichten Stücke über den absoluten Alkohol, in dem sie wegen der Gefahr der Erhärtung nur 10 Minuten blieben, in Methylbenzoatcelloidin überführt. Nach etwa 5—6 Stunden waren sie von der Flüssigkeit vollkommen durchdrungen und glasartig durchsichtig, sie konnten nun über Benzol in Paraffin (60°)

eingebettet werden. Die übliche Art, Xylol als Übergangsflüssigkeit vom absoluten Alkohol zum Paraffin zu verwenden, war nicht brauchbar, da das erweichte Chitin wieder erhärtete. Ebenso scheiterte der Versuch, in Celloidin einzubetten, da die lange Einwirkung der aus absolutem Alkohol, Äther und Celloidin zusammengesetzten Lösungen das Chitin spröde macht.

Bei einer Schnittdicke von 7,5—10 μ wurden die Schnitte am ersten Atemmale so geführt, daß das Messer die Luftröhre im Längs- und Querschnitt traf. Bei Längsschnitten machte die Einstellung auf die Schnittebene einige Schwierigkeiten. Diese wurden schließlich dadurch überwunden, daß ich die Chitinumgebung des Atemloches kreisrund aus dem Panzer herausnahm und durch einen gleichlaufend mit der Luftröhre geführten Anschnitt der Kreisfläche eine Richtlinie schuf, nach der ich den Block einstellen konnte. Dieser Schnitt wurde stets rückenwärts vom ersten Atemmal geführt, da man bauchwärts eine schwer schneidbare Fläche antrifft, worüber später berichtet werden soll.

Der entfettete Objektträger wurde mit reichlich Eiweißglyzerin bestrichen, um das Abschwimmen der Chitinteile bei der Nachbehandlung zu verhindern, eine schwache Mitfärbung des Klebstoffes muß in Kauf genommen werden. Nach E. Zanders (29) Angaben färbte ich mit Kongorot und Haemalaun und erhielt eine deutliche Chitinfärbung.

Die Schnitte einer geschlossenen Reihe wurden mit Hilfe des großen Abbéschen Zeichenapparates bei 100- und 200facher Vergrößerung nachgezeichnet und vom Papier auf Wachsplatten übertragen, die eine, der Schnittdicke und der gewählten Vergrößerung entsprechende Stärke hatten. Nach einer festgelegten Richtebene wurden die Wachsplatten zu einem Modell zusammengebaut. Ich fertigte deren 4 Stück an, zwei davon wurden von einem geschickten Bildhauer in Holz ausgearbeitet.

Schließlich versuchte ich nach einer von E. Lehmann (18) angegebenen Arbeitsanweisung die großen Luftröhrenstämme und Luftsäcke mit gefärbtem Paraffin auszufüllen, um nach Wegätzen aller nicht chitinösen Körperteile ein geschlossenes Bild über den Verlauf der Luftwege zu erhalten. Zu diesem Zwecke wurden betäubte Bienen in einen mäßig mit Füllmasse (Paraffin 35° und syrischer Asphalt) versehene Waschflasche gebracht. Beim Absaugen mittels der Wasserstrahlpumpe tritt die Luft auch aus den Luftröhren der Biene aus. Läßt man ganz langsam den Druck wieder ansteigen (ich verwendete ein zu einer ganz feinen Spitze ausgezogenes Glasröhrchen), so füllen sich die Luftwege mit der flüssigen Paraffinmasse. Das Ergebnis befriedigte leider nur selten, da trotz größter Vorsicht an den großen äußerst zarten Luftsäcken der Brust und des Hinterleibes Zerreißungen auftraten, sodaß die Flüssigkeit in die Leibeshöhle eindrang.

Von der Anordnung der Versuche über die Bienenatmung wird im Text berichtet werden.

I. Die Atemmale am Bienenkörper.

Die Verteilung der Atemmale über den Bienenkörper und ihre Beziehungen zu den einzelnen Leibesringen ist seit langem klargestellt, doch kann ich auf einen kurzen Überblick nicht verzichten.

a) Larve.

Am Larvenkörper treten die Atemmale am deutlichsten hervor, schon mit unbewaffnetem Auge sind sie als seitenständige, grubenartige Einsenkungen an den Leibesringen sichtbar. 10 Paar sind auf 13 Leibesringe verteilt, der dritte, zwölfte und dreizehnte lassen sie vermissen. Die durchgreifenden Unterschiede, die uns in der Verteilung der Atemmale am Körper der erwachsenen Biene entgegentreten, sind schon bei der Larve angedeutet. Während alle späteren Hinterleibsmale am Vorderrand ihres Leibesringes liegen, sind die beiden ersten Paare, die späteren Brustmale an den Hinterrand des Ringes verlagert, das zweite Atemmal soweit, daß man schon von einer Einschaltung in die Hautfalte zwischen den zweiten und dritten Brustring sprechen kann.

b) Erwachsene Biene.

Mit der Teilung des Leibesringes in eine Rücken- und Bauchschuppe wird der Rückenschuppe das Mal zugesprochen, nur die ersten beiden Atemmale machen eine Ausnahme. Drei Paar Atemmale liegen an der Brust, sieben Paar am Hinterleib. Da der erste Hinterleibsring mit seinem Male den drei wahren Brustringen nur angelagert ist, kann von zwei Brustmalen und acht Hinterleibsmalen gesprochen werden (Abb. 1).

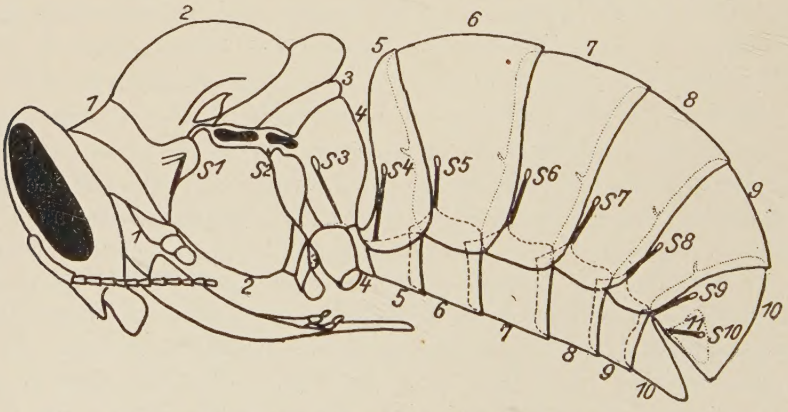

Abb. 1. Die Atemmale mit ihren Muskeln am Körper der Arbeitsbiene. Original 7 : 1.
S Atemmal.

Das erste Mal ist in die Zwischenringhaut des ersten und zweiten Brustringes eingeschoben und besonders kräftig ausgebildet, es wird durch einen von der ersten Rückenschuppe nach hinten vorspringenden, zungenartigen Fortsatz verdeckt.

Das zweite Mal ist klein und unscheinbar, es liegt zwischen den nach innen eingebogenen Rändern der federnd miteinander verbundenen

Bauchschuppen des zweiten und dritten Brustringes, unterhalb des Vorderrandes der Ansatzstelle des Hinterflügels.

Die Hinterleibsmale 3—9 (bei der Drohne auch das 10.) durchbrechen die Rückenschuppen in ihrem vorderen Teil und liegen etwas unterhalb der Vorderrandhöcker. Das 10. Mal der Königin und Arbeiterin befindet sich am oberen Rande der 11. Rückenschuppe, die sich an der seitlichen Bedeckung des Stachels beteiligt. Alle Hinterleibsmale sind annähernd gleich groß, nur das 3. an der Hinterseite der Brust liegende, ist besonders gut ausgebildet.

Alle Male, mit Ausnahme des ersten, sind durch kurze, mäßig versteifte Luftröhrenäste mit den großen paarigen Luftsäcken der Brust und des Hinterleibes verbunden. Vom Atemmale 1 hingegen läuft ein starker versteifter Luftröhrenstamm zwischen den Brustmuskeln und dem Chitinpanzer kopfwärts und versorgt die Luftsäcke des Kopfes, während ein in Kopfnähe abzweigender, rückwärts laufender Seitenast neben der Versorgung der Brustmuskeln die Verbindung mit den Luftsäcken der Brust und des Hinterleibes herstellt.

II. Die Hinterleibsmale.

Beim Vergleich der Brust- und Hinterleibsmale wähle ich die letzteren als Ausgangspunkt für die Betrachtung, da sie nach einem einheitlichen Bauplane angelegt sind.

1. Die Lage der Hinterleibsmale.

Die breiten Rückenschuppen des Hinterleibes sind für die Aufnahme der Eingangsstellen des Luftgefäßnetzes im besonderen Maße geeignet, da durch die Einlagerung in das Chitin des Panzers besondere Versteifungseinrichtungen an den zarten Gebilden eingespart werden können. Ihre Lage ist mit Ausnahme der Male 3 und 4 so gewählt, daß sie da heraustreten, wo die Rückenschuppe des vorhergehenden Ringes mit ihrem Hinterrande anliegt. Bei den sich rasch wiederholenden Atembewegungen wird durch die Überschiebung der Leibesringe eine Reinigung vorgenommen, wie man unter der Lupe am künstlich verunreinigten Tier deutlich beobachten kann.

2. Der Bau der Hinterleibsmale.

Es war notwendig, eine große Anzahl von Schnittreihen anzufertigen, um über den Bau der Hinterleibsmale volle Klarheit zu erhalten. Nach einer besonders guten lückenlosen Reihe wurde ein Modell in 400facher Vergrößerung hergestellt und dadurch viele Einzelheiten anschaulich gemacht, die das Durchschnittsbild und die Schnittreihe nicht deutlich erkennen lassen.

An den Hinterleibsmalen der Biene unterscheiden wir drei nacheinander zu besprechende Einzelteile; a) das Näpfchen, b) das Schloß,

c) den Luftröhrenstamm. An allen Malen ist die Lage dieser drei Teile einheitlich, die Luftröhre liegt kopfwärts, das Näpfchen hingegen rückwärts, zwischen beide schaltet sich das Schloß ein.

a) Das Näpfchen der Atemmale hat drei wichtige Aufgaben zu erfüllen. Zwischen der äußeren Atemöffnung und dem Luftröhrenstamm eingeschaltet, dient es dank einer reichen Ausstattung mit feinsten Chitinhaaren als Staubfilter. Die mit der Atemluft eingedrungenen Staubteilchen werden von den Haaren aufgefangen. Das Näpfchen wirkt ferner mit seinem rundum verdickten Rand als Versteifung für die äußere Atemöffnung. Die nach der Luftröhre hin offene Seitenwand gibt schließlich dem Schloß eine feste Stütze.

Die Gestalt des Näpfchens ist etwa halbkugelig (Abb. 2). Die ebene Fläche der Halbkugel nimmt die Atemöffnung auf und liegt demzufolge nach außen, die Kugelfläche hingegen wölbt sich nach innen vor und trägt an ihrer nach vorn gerichteten Seite die Verschlußvorrichtung mit

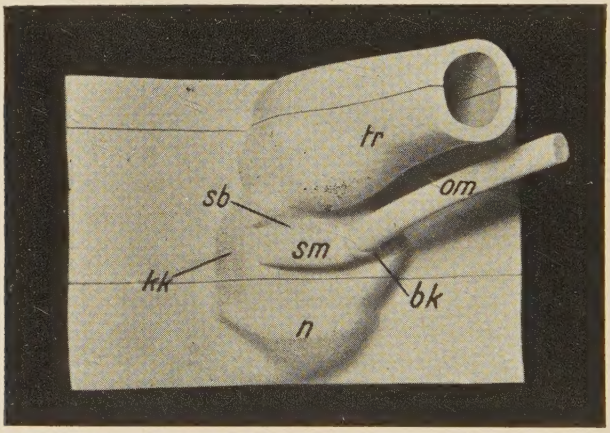

Abb. 2. Modell des Hinterleibsmales. Gesamtbild von innen. Original 63 : 1.
bk beweglicher Kegel, kk kleiner Kegel, n Näpfchen, om Öffnungsmuskel, sb Schloßbügel, sm Schließmuskel, tr. Luftröhre.

der Verbindung zum Luftröhrenstamm. Die äußere Atemöffnung (Abb. 3) durchbricht die pigmentlose, ebene Fläche des Näpfchens in ihrem hinteren Drittel und zeigt sich als geschwungener, schlitzförmiger oder linsenförmiger Spalt. Die beiden Lippen liegen nicht in gleicher Höhe, die schmale Lippe am Hinterrand ist etwas gegen den Innenraum des Näpfchens eingebuchtet. Im Durchsichtsbild ist die eigentliche Atemöffnung nicht immer gut zu erkennen, deutlich hingegen tritt der ringförmige Chitinwulst hervor, auf dem sich die innere Wölbung des Vorraumes aufbaut. O. Kranchers (13) Angaben, daß die Öffnung außerordentlich klein sei, finde ich nicht bestätigt, denn die Spalte erstreckt sich etwa über den halben Durchmesser des Näpfchens. Ein schmales, etwa halbmondförmiges

Chitinbändchen, das vom Rand der Atemöffnung nach dem Inneren des Näpfchens (Abb. 4) gardinenartig herabhängt, hat H. Landois (15) als Stimm- oder Brummband beschrieben. Wenn es durch die vorbeistreichende Atemluft in Schwingung versetzt wird, sollen Töne verschiedener Höhe erzeugt werden. O. Krancher (13) bezweifelt diese Auslegung, will dem Bändchen eher einen Wert für den Verschluß der Atemöffnung zusprechen. Seine Annahme, daß die Brummtöne ebenso von den feinen Haaren des Näpfchens oder der Außenhaare am Panzer, die in Schwingung versetzt werden, ausgehen können, erscheint mir bei der starren Beschaffenheit der Chitinhaare des Näpfchens wenig wahrscheinlich.

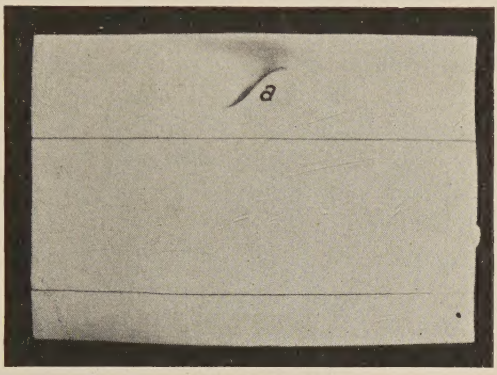

Abb. 3. Modell des Hinterleibsmales. Äußere Atemöffnung. Original 63 : 1. a äußere Atemöffnung.

b) Das Schloß. Die kräftigen, den Rauminhalt des Hinterleibes vergrößernden und verkleinernden Bewegungen dienen neben der Blutbewegung wohl ausschließlich der Atmung. Untersuchungen der neueren Zeit (H. Demoll [9]), H. Jordan, (H. Hazelhoff [10]) widerlegen die bisherige Annahme, daß die aufgenommene Frischluft während der Preßbewegung des Hinterleibes bei geschlossenen Atemmalen in die feinen Endzweige des Luftgefäßnetzes gedrückt wird. Es kann, wie schon die Überlegung sagt, in den feinen blindgeschlossenen Gefäßen wohl der Druck gesteigert, nicht aber die Luft bewegt werden. Die Sauerstoffaufnahme erfolgt in dem engen Kanalwerk durch Diffusion. Man unterscheidet daher die eben besprochenen „Diffusionstracheen“ von den „Ventilationstracheen“. Lediglich die großen Längsstämme des Körpers lassen sich als solche ansprechen. Ihr elliptischer Querschnitt gestattet im Gegensatz zum runden Querschnitt der Luftröhrenzweige eine Formveränderung. Nur, wenn die Atemmale über gutschließende Sperrvorrichtungen verfügen, ist eine Luftbewegung durch die Hauptstämme denkbar, da sonst die Atemluft den bequemeren Weg nach außen nehmen würde. Die Verschlußeinrichtung der Hinterleibsmale ist in der Tat sehr vollkommen. Sie wird gebildet durch zwei Schloßkegel, einem Schloßbügel und zwei Muskeln.

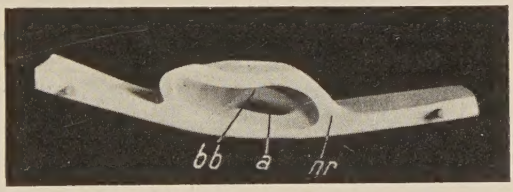

Abb. 4 Modell des Hinterleibsmales. Einblick in das Näpfcheninnere gegen die äußere Atemöffnung. Original 63 : 1. bb Brummband, nr Napfrand.

Die beiden Schloßkegel, wie auch der Schloßbügel lassen sich mit Recht als ein Teil des Näpfchens ansprechen, stellen doch die ersteren nichts anderes als tütenartige Ausbuchtungen des Napfgewölbes, der letztere aber einen abgetrennten Streifen des äußeren Napfrandes dar. In Größe und Form unterscheiden sich beide Kegel. Der rückenseitige ist klein und oben stark gerundet, während der bauchseitige kräftig ausgebildet ist und ein freies spitz ausgezogenes Ende zeigt. Am Grunde verbindet beide der Schloßbügel, der bei gegenseitiger Annäherung der Kegelspitzen an die verdickte Randleiste des Näpfchens gedrückt wird (Abb. 5). Da die Kegel einen nach dem Näpfchen inneren Hohlraum besitzen, ist ein festes Anpressen des ganzen Schloßbügels möglich: denn der Kegel stellt kein starres Gebilde dar, seine innere Lichtung gestattet vielmehr eine Formveränderung. O. Krancher (13) hat diesen inneren Hohlraum bei Bienen, Wespen und Hummeln, nicht aber bei Ameisen gefunden. Er neigt daher zur Annahme, daß bei ersteren als Luftinsekten

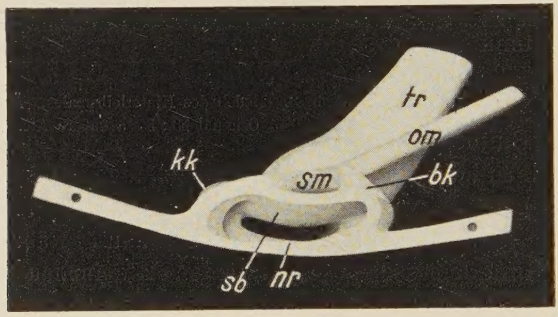

Abb. 5. Modell des Hinterleibsmales. Gesamtbild des Schlosses. Original 66 : 1.

eine Gewichtsersparnis von der Natur erstrebt wird. Günstig geführte Schnitte sprechen sehr zugunsten der von mir oben gegebenen Darlegung, zudem wäre eine Gewichtsersparnis an diesen winzigen Gebilden bei der kräftigen Ausbildung des ganzen Chitinpanzers wohl kaum von Belang. Die beiden Schloßkegel sind von ungleicher Beweglichkeit. Der kleine ist nur auf seiner Innenseite, die in den Bügel übergeht, in seiner Form veränderlich, sein nach außen gekehrter Teil verdickt sich stark und hat als Halt zu dienen. Der große Schloßkegel hingegen wird durch Zug und Entspannung der Muskeln kräftig hin- und herbewegt.

Das Öffnen und Sperren des Atemweges bewirken zwei Muskel, die nach ihrer Wirkung als Schließ- und Öffnungsmuskel benannt werden. G. d. Morison (19) nennt in seinem Aufsatz über die Muskeln der Biene den Schließmuskel Musculus occlusor spiraculi segmenti 1—8 abdominis, den Öffnungsmuskel Musculus extensor spiraculi segmenti 1 – 8 abdominis.

Der deutlich quergestreifte Schließmuskel hat eine geringe Länge und verbindet die Spitzen der beiden Schloßkegel. Wenn er sich ver-

kürzt, werden die Kegelspitzen einander genähert und der Verschluß durch Verengerung der linsenförmigen Öffnung zwischen Luftröhre und Näpfchen hergestellt. Die bedeutend verdickte, kopfseitige Randleiste des Näpfchens verengt den Durchgang zur Luftröhre, an ihr findet der Schloßbügel ein günstiges Widerlager. In den inneren Hohlräumen der beiden Kegel bilden sich nach dem Näpfchen zu offene tote Winkel, wie das beigegebene Schema (Abb. 6) zeigen soll.

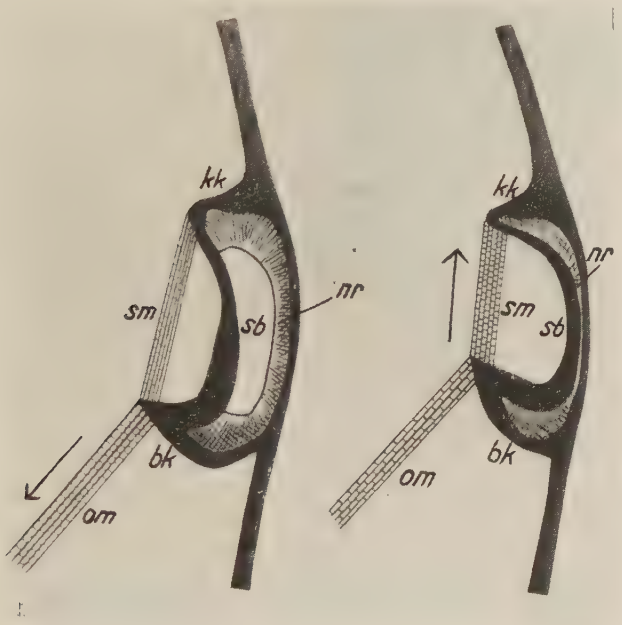

Abb. 6. Schema der Muskelwirkung am Hinterleibsmal. Original 100 : 1.

Der wesentlich längere und aus einer geringeren Anzahl von quergestreiften Muskelfasern zusammengesetzte Öffnungsmuskel ist in den älteren Abhandlungen meist übersehen worden, da man annahm, daß einfach durch die Entspannung des Schließmuskels die Kegel und der Schloßbügel infolge ihrer Biegsamkeit in die Ausgangslage zurückschnellen würden. An den mittleren Ringen des Hinterleibes läuft dieser Öffnungsmuskel vom Seitenrandfortsatz der dem Panzerring zugehörigen Bauchschuppe zum großen Kegel des Atemmales. Durch sein Zusammenziehen biegt er den großen Schloßkegel nach außen und entspannt damit den Schließmuskel. Seine in einigen Leibesringen wechselnde Lage soll im nächsten Absatz besprochen werden (Abb. 7).

Die Stellung des Schlosses wechselt bei den einzelnen Atemmalen, sie lehnt sich mehr oder weniger an die Wölbung des Näpfchens an, so

daß der Schloßbügel nicht senkrecht von oben, sondern in einem Winkel von etwa 60° gegen die Innenfläche der Rückenschuppe gedrückt wird. Im Durchsichtsbild treten deshalb die beiden Schloßkegel mehr oder weniger in Seitenlage hervor.

Eines Umstandes ist hier noch besonders Erwähnung zu tun. Bei der Schnittfärbung mit Haemalaun färbt sich eine dünne Schicht der Innenfläche des Bügels tief schwarz. Die Bindung der Farbe an dieser Stelle ist so fest, daß eine nachträgliche Entfärbung auch bei längster Einwirkung des üblichen Alaunwassers nicht möglich ist. Das gleiche wird uns an einem Teile des ersten Brustmales noch zu beschäftigen haben, hier läßt sich bei der Nadelpräparation feststellen, daß es sich um eine Einlagerung handelt, welche die Biegsamkeit des Chitins fördert und ihm eine gummiartig schmiegsame Beschaffenheit verleiht.

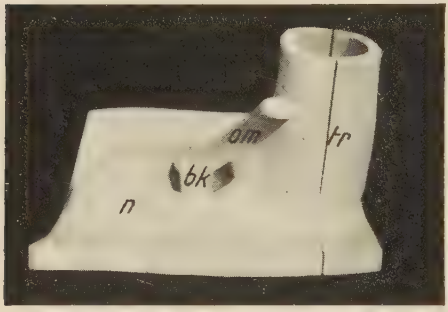

Abb. 7. Modell des Hinterleibsmales. Gesamtbild von der Bauchseite. Original 53 : 1.

c) Die Verbindung des Atemmales mit den Luftsäcken des Hinterleibes stellt ein kurzes, durch Spiralleiste versteiftes Luftröhrchen her. Es läuft vom Luftsack nach rückwärts und außen und bildet in der Nähe des Atemmales eine keulenförmige Erweiterung, an deren rückwärtiger Wand der linsenförmige Durchgang zum Näpfchen sich öffnet (Abb. 8).

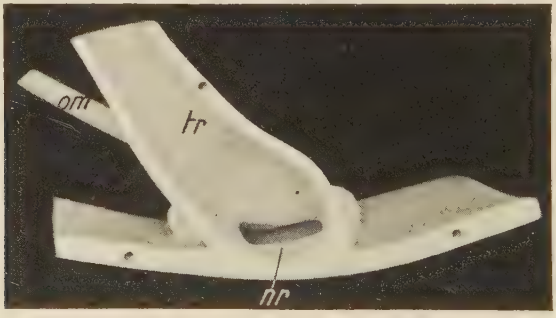

Abb. 8. Modell des Hinterleibsmales. Einblick in das Schloß von der Luftröhre aus. Original 66 : 1.

An dieser Stelle geht die Luftröhrenwand, eine enge Verbindung einmal mit dem nach vorne gekehrten Rand des Schloßbügels und andererseits mit dem Versteifungsring am Vorderrand des Näpfchens ein. Es ist wichtig, darauf hinzuweisen, daß die Verschlußeinrichtung des Hinterleibsmales nicht, wie meist angegeben, die Luftröhre umgreift und zu-

sammenpreßt. Die Ränder der Luftröhre werden vielmehr beim Anpressen des Bügels gegen die Randversteifung des Näpfchens nur einander genähert.

3. Die einzelnen Hinterleibsmale in ihren Abweichungen.

Die größere Zahl der Hinterleibsmale läßt nach Lage, Bau, Größe und Verbindung des Öffnungsmuskels mit den Bauchschuppen ein einheitliches Grundgesetz hervortreten. Abweichungen begegnen uns nur in den Leibesringen, die am Körper der erwachsenen Biene eine wesentliche Umgestaltung erfahren. Es ist daher unerläßlich, auf diese Abweichungen näher einzugehen. Die Muskeln der Atemmale sind im Zusammenhang mit den übrigen Körpermuskeln der Biene von A. D. Betts (3 und 4) und G. d. Morison (19) eingehend beschrieben worden.

Der erste Hinterleibsring lagert sich den drei wahren Brustringen an und gibt scheinbar seine Zugehörigkeit zum Hinterleib auf, er bildet mit einer wohlausgebildeten Rückenschuppe, dafür aber mit einer um so kleineren Bauchschuppe den hinteren Abschluß der Brustkapsel. Die Rückenschuppe trägt nahe dem Vorderrande das größte aller Hinterleibsmale, das nur leicht durch die Panzerhaare bedeckt wird und schon dem unbewaffneten Auge sichtbar ist. Neben seiner Größe tritt die stark veränderte Form des Näpfchens und der äußeren Atemöffnung deutlich hervor. Das Näpfchen, das wir bei allen übrigen Hinterleibsmalen als halbkugelförmiges Gebilde antreffen, entspricht hier etwa der Form einer in der Mittelebene geteilten Bohne, ist also seitlich stark zusammengepreßt. Die äußere Atemöffnung zeigt sich als länglicher Spalt. An der vorderen Langseite des Näpfchens liegt das Schloß. Die Schrägstellung der Schloßkegel ist besonders bemerkenswert, im Durchsichtsbild treten sie in Seitenansicht klar hervor, der größere bauchständige greift sogar weit über das Näpfchen hinaus. Der Größe des Atemmales entsprechend, sind auch die beiden Muskeln kräftig ausgebildet. Der Schließmuskel entspricht vollkommen dem der übrigen Atemmale. Der Öffnungsmuskel läuft vom großen Kegel ausgehend bauchwärts nach dem Unterrand der Rückenschuppe und geht dabei allmählich in eine Chitinsehne über, die sich an eine dünne Chitinleiste der Rückenschuppe hinter der runden Aussparung für den Gelenkkopf des 3. Beinpaares anheftet. Diese Chitinsehne ist nur dem ersten Hinterleibsmale eigen, bei allen übrigen bleibt der Muskel kürzer und darum in seiner ganzen Länge fähig, sich zusammenzuziehen. Es ist verhältnismäßig leicht, diesen Muskel freizulegen, wenn man die Brust der Biene in der Mittelebene spaltet und nach Auslösen der beiden Flugmuskelpakete das innere Stützgerüst vorsichtig ausschneidet. Der keilförmig in eine Chitinsehne auslaufende Muskel wird deutlich sichtbar, besonders nachdem man die benachbarten, fächerartig ausgebreiteten Muskeln durch Abschaben mit der Nadel entfernt hat.

Der zweite Hinterleibsring erfährt ebenfalls eine Formveränderung. Er bildet den Hinterleibsstiel und die vordere Deckwand des Hinterleibes. Auch hier büßt die Bauchschuppe auf Kosten der Rückenschuppe viel an Größe ein. Die beiden Atemmale liegen am vorderen seitlichen Rand der senkrecht abfallenden Rückenschuppe und entsprechen hinsichtlich Größe und Form vollkommen den übrigen Hinterleibsmalen. Da die Bauchschuppe der Seitenrandhöcker entbehrt, setzt der Öffnungsmuskel an ihrem oberen, schräg nach vorn abwärts laufenden Rand an. G. d. Morison (19) findet, daß dies wohl bei den weiblichen Bienenwesen, nicht aber bei der Drohne der Fall sei, bei der der Öffnungsmuskel nahe dem Hinterleibsstiel an der Rückenschuppe einsetzen soll. Ich kann diese Angabe nicht bestätigen. Die Form der zweiten Hinterleibsringes stimmt bei allen Bienenwesen überein, daher wäre die besprochene Abweichung kaum verständlich.

Die Atemmale der Hinterleibsringe 3—7 waren für unsere oben angestellten Betrachtungen in ihrer einheitlichen Ausbildung grundlegend. In Größe, Form, Lage und Anheftung des Öffnungsmuskels an dem Seitenrande der Bauchschuppe entsprechen sie einander vollkommen.

Der achte Hinterleibsring der Drohne bewahrt seine Form. Seine beiden Atemmale gleichen in allen Teilen den vorhergehenden. Bei den weiblichen Bienenwesen hingegen wird er, wie auch der folgende Panzerring durch die Beteiligung am Aufbau des Stachelapparates tiefgreifend umgestaltet. Die Rückenschuppe bildet zwei dreieckige Platten, die durch eine dünne, schwach chitinisierte Spange miteinander verbunden sind. Sie liegen rechts und links des Stachels. E. Zander (29) nannte sie „Stigmenplatten", da sie als Randstücke des achten Hinterleibsringes, bezüglich des elften Leibsringes die zugehörigen Atemmale tragen. Die beiden „Stigmenplatten" liegen unter der Rückenschuppe des zehnten Ringes, dessen Rücken- und Bauchschuppe auseinanderklaffen und nur an ihrem Vorderrand durch eine schmale Gelenkhaut verbunden sind, so daß der Zutritt der Atemluft nicht gehindert wird. Die „Stigmenplatte" hat etwa die Form eines ungleichseitigen Dreieckes, ihre kürzeste Seite liegt nach vorne, die beiden Langseiten laufen nach hinten in einen spitzen Winkel aus. Bei der Arbeitsbiene findet man das Atemmal etwa in der Mitte der Oberseite, während es bei der Königin etwas mehr in den hinteren Winkel des Dreieckes rückt. An Größe übertrifft es etwas die übrigen Hinterleibsmale, während es ihnen der Form nach vollkommen entspricht. Auffallend groß ist die äußere, etwa eiförmig gestaltete Atemöffnung. Der Öffnungsmuskel ist bei seiner Kürze kräftig ausgebildet. Er läuft vom bauchständigen, großen Schloßkegel des Atemmales zur vorderen unteren Ecke der Platte. Für die Herstellung von Dauerpräparaten eignet sich die „Stigmenplatte" der Arbeitsbiene besonders gut, da sie sich leicht vom Stachelapparat löst. Bei einigermaßen vorsichtiger Arbeitsweise bleibt ihr Muskel gut erhalten.

Zusammenfassend ist also festzustellen, daß die Hinterleibsmale in allen acht Leibesringen nach einheitlichem Plan gebaut sind. Abweichungen in der Form des Näpfchens und der Stellung des Schlosses treten uns nur beim Atemmale 3 im ersten Hinterleibsring entgegen. Hinsichtlich der Größe steht das Atemmal 3 an erster Stelle, ihm folgt bei Königin und Arbeiterin das Atemmal 10 der „Stigmenplatte", während alle übrigen keine wesentlichen Größenunterschiede hervortreten lassen. Der Öffnungsmuskel heftet sich bei allen Atemmalen an den Seitenrandhöcker und, wo dieser nicht vorhanden ist, an den oberen rückenständigen Rand der Bauchschuppe. Ausnahmen machen auch hier die Muskeln der Atemmale 3 und 10, die an der Rückenschuppe selbst befestigt sind. Eine Erklärung für diese Abweichung ist unschwer zu finden. Die im Vergleich zur übrigen Muskulatur des Bienenkörpers außerordentlich zarten Muskel der Atemmale bedürfen einer besonders geschützten Anordnung. Ihr Öffnungsmuskel läuft daher in allen Fällen eng an der Innenseite der Rückenschuppe entlang nach unten. Das Atemmal 3 liegt verhältnismäßig hoch an der stark gewölbten Rückenschuppe des Hinterleibsringes. Die zugehörige Bauchschuppe stellt bei ihrer starken Rückbildung nur eine kleine, unscheinbare Spange dar. Würde der Öffnungsmuskel an ihr ansetzen, so müßte er seine sonst übliche Lage nahe der Panzerinnenseite aufgeben und die Brust frei durchkreuzen. Auch sonst läßt die Bauchschuppe des vierten Panzerringes alle übrigen, den Bauchschuppen eigenen Muskel vermissen. Ohne weiteres verständlich ist die Anheftung des Öffnungsmuskels an der „Stigmenplatte" selbst, weil die Bauchschuppe des 11. Körperringes zum Bogen der beiden Stechborsten umgewandelt wird. Die notwendige Beweglichkeit des Stachels und damit auch der „Stigmenplatte" würde auch eine so zarte Muskelverbindung mit anderen Teilen der letzten Leibesringe kaum zulassen.

Vergleichende Betrachtungen über die Atemmale der einzelnen Lebewesen des Bienenvolkes führten, wie zu erwarten war, zu dem Ergebnis, daß ihre Größe im engsten Verhältnis zur Körpergröße steht. Darum besitzen die Drohnen die größten, die Arbeitsbienen die kleinsten Atemmale, die der Königin stehen zwischen beiden.

Die Atemmale des Hinterleibes stimmen, wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, in ihrer Form und Lage sehr überein. Alle liegen in den seitlichen Vorderrandbezirken der Rückenschuppen und erlangen Halt und Stütze durch das Chitin des Panzers. Eine vollkommen abweichende Lage nehmen dagegen die Brustmale ein. Sie werden mit der Umgestaltung des Körpers während der Puppenzeit in die Falten des Panzers verlegt. Es ist ohne weiteres verständlich, daß damit auch eine beträchtliche Formveränderung Hand in Hand gehen muß, treffen wir doch schon hinsichtlich der Verbindung der einzelnen Chitinringe an der Brust der Biene wesentlich andere Verhältnisse als am Hinterleib an. Sind die Leibesringe des letzteren durch zarte Zwischenringhäute beweglich ver-

bunden, die eine ausgiebige Verschiebung gestatten, so tritt uns an der Brust eine viel engere Verbindung der Leibesringe entgegen. Hier wird Beweglichkeit nur insoweit erstrebt, als sie die Schwingbewegung der Flügel notwendig machen. Die Ränder der Rücken- und Bauchschuppen sind hier nach innen umgeschlagen und greifen mehr oder weniger tief ein. Die Umschlagstellen legen sich, teilweise miteinander verwachsend aneinander, um eine möglichst kräftige Versteifung des Brustpanzers zu erreichen. Nur der erste Brustring macht eine Ausnahme, er bewahrt eine gewisse, wenn auch nicht große Beweglichkeit. Seine kleine Bauchschuppe trägt das vordere Beinpaar. Die Rückenschuppe hingegen ist kräftig entwickelt und bildet den vorderen oberen Abschluß der Brustkapsel.

Die vordere Grenzlinie der Rücken- und Bauchschuppe des zweiten Brustringes überdeckt ein nach hinten vorspringender Chitinlappen der ersten Rückenschuppe. Unter dieser Chitinzunge, in die Zwischenringhaut versenkt, liegt das erste Brustmal, das in nachfolgendem Abschnitt eingehend besprochen werden soll.

Das zweite Brustmal rückt weit nach hinten, da der zweite Brustring besonders gut ausgebildet wird. Es öffnet sich zwischen dem zweiten und dritten Brustring als schlitzförmiges Löchelchen unterhalb und vor der Ansatzstelle des Hinterflügels. Die Grenzflächen der Bauchschuppen sind an dieser Stelle besonders tief nach innen eingeschlagen. An der Brust treten also die Atemmale, obgleich sie in gleicher Linie mit den Hinterleibsmalen liegen, in viel engere Beziehungen zu den Bauchschuppen, weil mit Ausnahme des ersten Brustringes beide Ringhälften etwa gleiche Größe haben und die Bauchschuppen bis an die seitliche Mittellinie der Brustkapsel rückenwärts reichen. Am Hinterleib dagegen fällt infolge ungleicher Ausbildung der Rücken- und Bauchschuppe das Atemmal stets der ersteren zu. Beide Brustmalpaare unterscheiden sich auch in ihrer Größe wesentlich von einander.

III. Die Atemmale der Brust.

1. a) Das erste Brustmal der Biene.

O. Krancher (13) weist in seiner Abhandlung über die Atemmale der Insekten darauf hin, daß die Brustmale der Stachelträger (Aculeaten) des Näpfchens entbehren, ohne bei der Größe des behandelten Gebietes näher darauf einzugehen. Erst durch das Eindringen schmarotzender Milben in die Luftröhren der Brust wurde die Frage bedeutungsvoll, inwieweit die Brustmale von den vielfach bearbeiteten und in ihrem Bau bekannten Hinterleibsmalen abweichen. Der Einfall der Milben in die Hinterleibsmale scheitert an deren gutarbeitenden Verschlußeinrichtungen und ihrer geringen Größe. Wenn in den Luftsäcken des Hinterleibes doch vereinzelt Milben gefunden werden, H. Prell (20), so sind sie wahrschein-

lich durch die zwar engen, jedoch durchschreitbaren Verbindungsstrecken aus dem ersten Luftröhrenpaar in den Hinterleib abgewandert. Die Milbenseuche trat zuerst in England auf, daher waren es englische Forscher, die sich mit dem Bau des ersten Atemmales beschäftigten. J. Rennie (21) gab die erste Darstellung in groben Umrissen. Die Untersuchungen wurden von D. Betts (2) weitergeführt; da sie sich auf Durchsichtsbild und Nadelpräparation beschränkten, blieben wichtige Fragen unbeantwortet. Vom Beginne meiner Untersuchungen an legte ich daher besonderen Wert darauf, gute Schnittreihen herzustellen, um Wachsmodelle anfertigen zu können. Das Schneiden wurde bei Verwendung erwachsener Bienen durch die Stärke des Brustpanzers mit den verdickten Umschlagstellen der Körperringe sehr erschwert, zudem war auch die

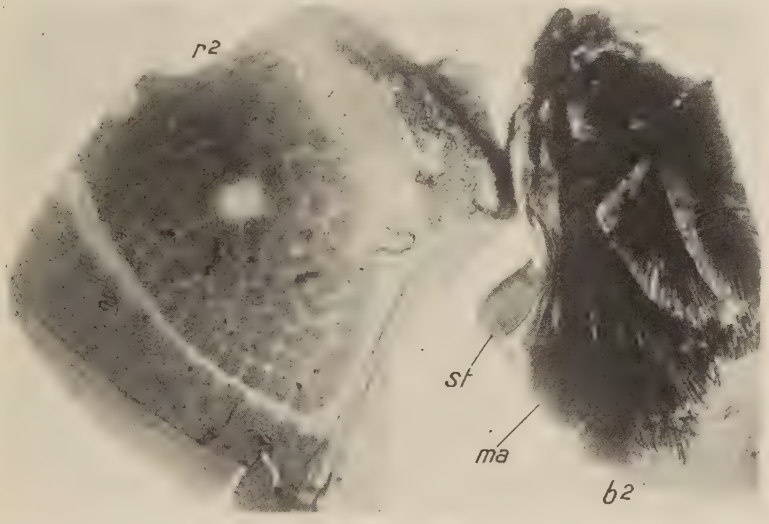

Abb. 9. Rücken- und Bauchschuppen des 2. Brustringes. Original 20 : 1.
r² Rückenschuppe des 2. Ringes, b² Bauchschuppe des 2. Ringes, st Stützrand, ma Muskelansatz.

Einstellung in die gewünschte Schnittebene nicht einfach. Trotzdem gelang es, lückenlose Schnittreihen von erwachsenen Bienen, welche die Luftröhre in Längs- und Querschnitt trafen, zu erhalten. Die Schnitte wurde bei 100facher Vergrößerung gezeichnet und zu Modellen ausgenützt.

Am Eingang des ersten Brustmales treten drei Panzerteile der Brust in enge Beziehungen zu einander, die beiden Panzerschuppen des zweiten und die Rückenschuppe des ersten Brustringes. Die beiden Teilstücke des zweiten Panzerringes laufen mit ihren vorderen Rändern stumpfkeilförmig aufeinander zu (Abb. 9) und bilden so eine Aussparung die von einem zungenartig nach hinten vorgeschobenen Chitinlappen der ersten Rückenschuppe (Abb. 10) überschirmt wird. Die Verbindung der Panzer-

teile untereinander zeigt wesentliche Unterschiede. Die Rückenschuppe des zweiten Ringes ist kräftig nach innen gebogen; ein wenig einwärts

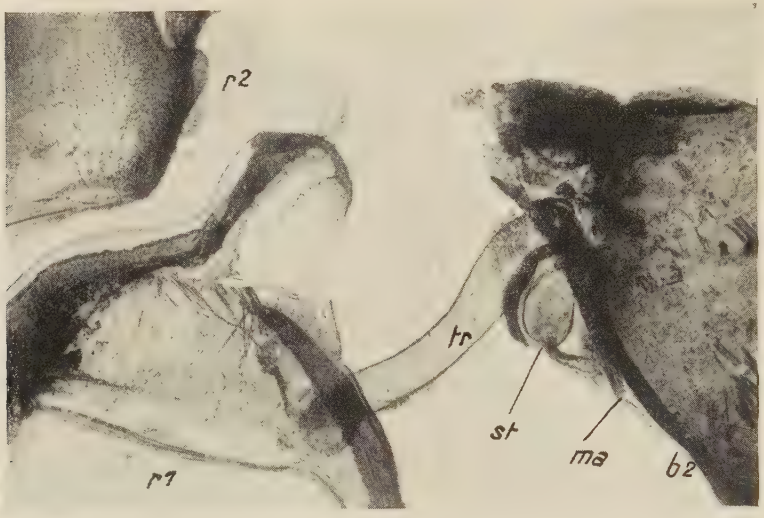

Abb. 10. Die an der Austrittsstelle des ersten Brustmales zusammenstoßenden Panzerteile mit Luftröhre, Muskel und Stützwand. Original 20 : 1. tr. Luftröhre.

der äußeren Umschlagstelle zieht eine dünne, schwach chitinisierte Verbindungshaut nach der Chitinzunge hinüber, ihre Heftstelle liegt aber nicht am äußeren Rand der Zunge, sondern etwas einwärts. Im Querschnitt (Abb. 11 und 12) erkennt man eine enge Lichtung, die nur einen ganz

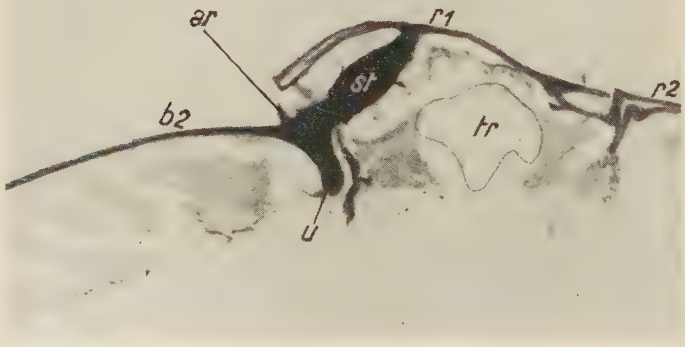

Abb. 11. Querschnitt durch die Luftröhre und die umgebenden Panzerteile unterhalb der Atemöffnung des 1. Brustmals. Original 75 : 1.
Bezeichnung wie Abb. 9, u Umschlagstand, ar Äußere Randleiste am Rand der 2. Bauchschuppe.

schmalen Spalt nach außen offen läßt. Dieser Spalt erweitert sich erst in der Nähe der Zungenspitze. Der obere Zungenrand und die untere Kante der Rückenschuppe laufen also in engem Zusammenhang nebeneinander her. Wesentlich anders verhält es sich mit der zweiten Bauchschuppe. Ihr vorderer oberer Rand zieht leicht gewölbt unter der Chitinzunge hindurch und geht unter ihrer Spitze die Verbindung mit der zugehörigen Rückenschuppe ein. Beim Betrachten eines Schnittes, der quer durch die Chitinzunge und damit auch quer durch die Luftröhre geführt ist (Abb. 11), erkennt man am oberen Rande der Bauchschuppe drei Vorsprünge. Eine dicke Brücke stellt die Verbindung mit der Chitinzunge des ersten Leibesringes her. Weiterhin sieht man den einwärts geschlagenen Rand der zweiten Bauchschuppe, wie er uns an der Brust überall, wenn auch nicht immer so stark verdickt entgegentritt, schließlich noch eine kurze Zacke, die nach außen gegen den unteren Rand der Chitinzunge vor-

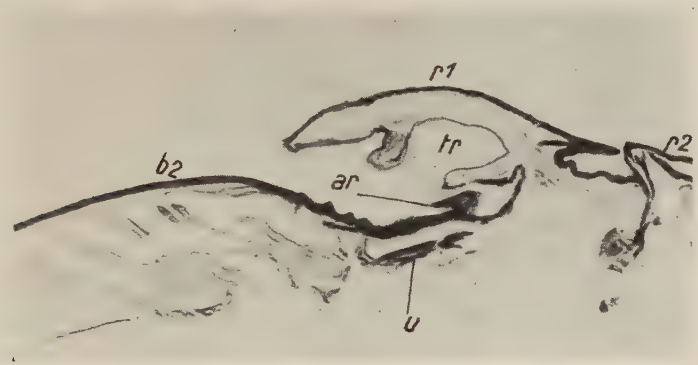

Abb. 12. Querschnitt durch die äußere Atemöffnung am 1. Brustmal. Original 75 : 1.

springt. Die Brücke, mit der wir uns zunächst beschäftigen wollen, dient als Stütze für die Chitinzunge und schafft zugleich Raum für die Atemöffnung. In der Aufsicht hat sie etwa die Form eines Rechteckes (Abb. 10). A. D. Betts (2) hat sie Stigmenhaut „Spiracular Membrane" genannt Diese Bezeichnung ist nicht zutreffend, das Durchsichtsbild läßt allerdings von ihrer Stärke nichts erkennen, doch ist sie durchaus nicht membranös. Ich möchte ihr lieber den Namen Stützwand geben. Sie ist pigmentlos und von einem Chitinrahmen umschlossen, der an der oberen Längsseite sich etwa in Zungenmitte anheftet, mit seiner unteren in ein Dreieck auslaufenden Seite aber der zweiten Bauchschuppe anlegt (Abb. 9). An den schmalen Kanten ist die Stützwand etwas eingebuchtet. Die dem Körperinnern zugekehrte Fläche der Wand trägt eine dünne Zellschicht, der sie ihre Entstehung verdankt. Auf Schnitten durch Puppen der letzten Häutungsstufe zeigt die Stützwand zelligen Aufbau.

Sie wird von einer Lage hoher zylindrischer Zellen erzeugt, die sich mit der Verfestigung nach innen zurückziehen. Löst man die Stützwand heraus und betrachtet sie bei guter Abblendung unter dem Mikroskop, so zeigt sich ihre Masse glasartig durchsichtig und stark lichtbrechend. Deutliche Streifen ziehen quer über die Wand von einer Seite des Chitinrahmens zur anderen (Abb. 9). Nur in der Richtung dieser Streifen reißt die Wand beim Anstechen auseinander. Von ihrer stofflichen Beschaffenheit kann man sich durch die Präparation überzeugen. Sie ist trotz ihrer Dicke sehr biegsam und federt unter dem Druck der Nadel. Eine große Ähnlichkeit mit der Linsenmasse des Wirbeltierauges ist trotz der chemischen Verschiedenheit nicht zu verkennen. Der Stützwand fällt eine wichtige Aufgabe zu, sie hat dank ihrer Biegsamkeit als feste, aber federnde Stütze die Bewegungen des ersten Leibesringes in ihrer Wirkung abzuschwächen. Durch die Vorbehandlung des zu schneidenden Materials wird sie spröde und brüchig, nur in wenigen Schnittreihen blieb sie so erhalten, als es wünschenswert war. Auffallend ist ihr Verhalten zu dem Alaun. Bei der Schnittfärbung nimmt die Stützwand im Gegensatz zu den benachbarten Teilen den Farbstoff stürmisch auch bei kürzester Färbezeit auf und wird tiefschwarz, nachträgliche Entfärbung ist unmöglich. Anders verhält es sich bei der Stückfärung, wo nur die Außenwand einen ganz leichten hellblauen Ton annimmt (Abb. 9 und 10). Ich nehme daher an, daß die biegsame Innenmasse neben dem schon besprochenen Chitinrahmen noch durch eine äußere und innere dünne, schwach chitinisierte Schicht eingeschlossen ist. Über die Chemie des eigentlichen Baustoffes kann ich trotz vielfacher Bemühungen keinen Aufschluß geben. Das Auslösen der zur chemischen Analyse notwendigen Menge hätte monatelanger Arbeit bedurft. Der eigenartigen biegsamen Masse begegnet man auch an anderen Stellen des Bienenkörpers, der Innenschicht am Schloßbügel des Hinterleibsmales ist schon im vorigen Abschnitt Erwähnung getan, doch auch in der Nähe der äußeren Atemöffnung des ersten Atemmales treffen wir kleine Bezirke an, die damit überkleidet sind.

In der Höhe des oben gezeigten Querschnittes (Abb. 11) ragt der innere Umschlagsrand der Bauchschuppe etwa im rechten Winkel abgebogen, nach innen vor. Je weiter sich der Rand der Verbindungsstelle der Rückenschuppe nähert, um so enger legt sich der Umschlag der Innenseite der Bauchschuppe an. Die äußerst kräftige Versteifung des Randes durch dickste Chitinlagen ist besonders hervorzuheben.

Gegen den Unterrand der Zunge springt, wie im Schnitt deutlich sichtbar ist, eine kleine Chitinzacke vor, über deren Bedeutung das Wachsmodell genaue Auskunft gibt. An der Außenfläche des Panzerrandes der zweiten Bauchschuppe zieht eine niedrige, aber spitz auslaufende Chitinleiste entlang (Abb. 19), die uns bei Besprechung der Verschlußeinrichtung des Atemmales noch beschäftigen wird.

Die Anheftung des zungenartigen Fortsatzes der ersten Rückenschuppe erfolgt, wie oben gezeigt, durch eine dünnhäutige Verbindungsbrücke mit der Rückenschuppe des zweiten Ringes, andererseits wird durch die eingeschaltete federnde Stützwand mit der zweiten Bauchschuppe in Verbindung auf eine gewisse Länge erreicht. Von der Spitze der Chitinzunge zieht nur eine dünne nachgiebige Zwischenringhaut zum Rand der zweiten Bauchschuppe hinüber. Das Luftrohr mit seiner Verschlußkappe ist in ihr leicht beweglich aufgehängt. Die äußerste Zungenspitze ist stark nach innen umgebogen und mit einem reichen Haarbesatz versehen. Durch die Wölbung des Zungenrandes bildet sich ein eng geschlossener Haarwall, der das Eindringen von Fremdkörpern in die darunter liegende Hautfalte zu verhindern hat.

Bei allen Atemmalen münden die anschließenden Luftröhren in verhältnismäßig geringer Entfernung von der äußeren Körperwand in die paarigen Luftsäcke der hinteren Brust oder des Hinterleibes ein. Das Atemmal 1 macht eine Ausnahme. Sein kräftig versteifter Luftröhrenstamm hat einmal der Zufuhr der Atemluft nach den Luftsäcken des Kopfes zu dienen, andererseits aber auch neben der Versorgung der Brustmuskeln die Verbindung mit den Luftsäcken der Brust herzustellen. Der Luftröhrenstamm zieht nahe der Panzerwand der ersten Rückenschuppe kopfwärts und gabelt sich auf halbem Wege in zwei Äste, deren stärkerer den Weg zu den Luftsäcken des Kopfes fortsetzt. Der dünnere Luftröhrenast hingegen läuft rückwärts und mündet in die Luftsäcke der Hinterbrust ein, entsendet aber wiederum Abzweigungen in die Masse der Flugmuskeln. Die Weite dieser Luftröhren verlangt eine gute Versteifung der Wände, die den Luftröhren eigene, innere Auskleidung mit einer eng schraubig gewundenen Chitinleiste schützt sie vor dem Zusammenpressen. Bei der Weite des Luftröhrenstammes des ersten Atemmales ist die Versteifung besonders kräftig. Durch ihren schraubigen Verlauf strafft sie die Luftröhre zu einem kreisrunden Rohr. Bei der Änderung der Form des Querschnittes muß auch der Verlauf der Schraubleiste abweichend sein. Diesen Zustand treffen wir in der Nähe der äußeren Atemöffnung an. Nach einer schwachen wellenartigen Verschiebung der Schraubfalte auf der dem Panzer zugekehrten Seite vereinigen sich plötzlich einige besonders verdickte Chitinleisten, von beiden Seiten zusammenlaufend zu einer längsziehenden Verdickung (Abb. 13). Andere Leistchen sind dazwischen eingeschaltet, laufen aber nicht durch. Die Größe des mit der so geschaffenen Vereinigungslinie gebildeten Winkels nimmt nach der Kappe hin zu. In ihrer Nähe nehmen die versteifenden Leisten wieder ihre gewöhnliche Lage ein. Die Lichtung des Luftrohres ist in dieser Gegend wesentlich verändert. An zwei Stellen biegen sich ihre Wände nach innen ein, wie auf Abb. 11 ersichtlich ist. Dadurch wird allmählich eine Drehung des vorderen Teiles der Luftröhre erreicht und die äußere Atemöffnung etwas schräg zur Wand der zweiten

Bauchschuppe gestellt Zweifellos bezweckt die Vereinigung der Chitinleisten zu einem längslaufenden Wulst auch eine wirksame Versteifung des Luftrohrendes gegen den Zug des Atemmalmuskels.

Die körpereinwärts liegende Luftröhrenwand heftet sich am äußersten Rand der zweiten Bauchschuppe an (Abb. 14 und 15), während die übrige Rundung in der Zwischenringhaut beweglich aufgehängt ist. Eine Befestigung an der Stützwand, wie A. D. Betts (2) annimmt, ist nicht gegeben. Über die Zwischenringhaut ragt eine kräftig chitinisierte, etwa halbmondförmige, gebogene Kappe hervor. Ihr fällt die Aufgabe zu, die Lichtung der Luftröhre nach außen abzuschließen. Längsschnitte durch die Lichtung

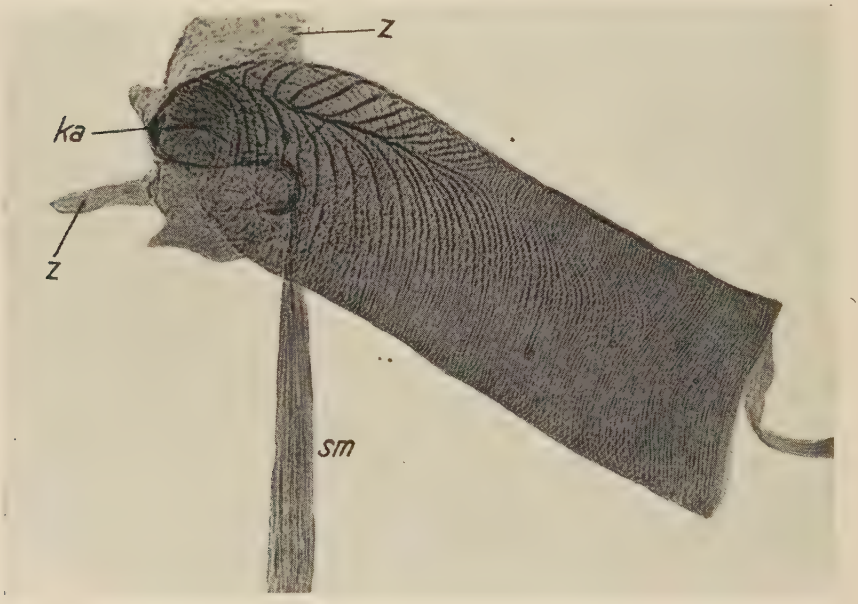

Abb. 13. Luftröhre mit Muskel und Kappe am 1. Brustmal (Drohne). Original 75 : 1.
ka Kappe, sm Schließmuskel, z Zwischenringhaut.

des Luftrohres und damit auch durch die Chitinzunge erläutern die Verhältnisse am deutlichsten (Abb. 14 und 15). Zwei Eigentümlichkeiten deuten auf eine große Beweglichkeit des Luftröhrenausganges hin. Einmal ist die Zwischenringhaut in Falten gelegt, andererseits zeigt auch die dem Körperinnern zugekehrte Luftröhrenwand unterhalb ihrer Anheftungsstelle eine deutliche Einfaltung. Der Längsschnitt zeigt den verdickten Umschlag des Bauchschuppenrandes, der sich eng an die Panzerinnenseite anlegt, andererseits aber auch die äußere, hier in zwei Kämme geteilte Randleiste. Am Grunde der Leiste der Atemöffnung zugekehrt, treffen wir wiederum die eingelagerte elastische Masse an, die uns in der Stützwand und am Schloßbügel des Hinterleibsmales entgegentrat. Ihre An-

wesenheit läßt eine gewisse Beweglichkeit des äußeren Bauchschuppenrandes vermuten. Dieser ist in seinem vordersten Teil steil aufgebogen und bildet das Gegenlager für die Kappe des Atemmales. Letztere legt sich beim Schließen der Atemöffnung in die nicht an allen Stellen so tief eingeschnittene Kerbe (Abb. 15) hinein.

Die auf den Schnittbildern 11, 12, 14, 15 an der Außenseite der Luftröhre und in der Nähe des Umschlages der Bauchschuppe liegenden schwach gefärbten Gewebe sind die Reste der durch die Vorbehandlung des Materials zerstörten Fettzellen. Sie liegen nicht an der Luftröhre, sondern an der Innenwand der Chitinzunge, bei der Diaphanolbehandlung sind sie aus ihrer Lage gebracht worden.

Abb. 14. Luftröhrenlängsschnitt am 1. Brustmal. Orig. 120 : 1. fz Fettzellen zerstört, em elastische Masse.

Den Verschluß des Atemmales besorgt ein kräftiger Muskel, der vom Rand der zweiten Bauchschuppe zur Kappe des Atemmales läuft. An einer kleinen, runden, plattenartigen Fläche am Innenrand des Bauchschuppenumschlages ansetzend, zieht er unter der Innenfläche der Stützwand hindurch und läuft keilförmig in eine sehr kurze Chitinsehne aus. Seine Heftstelle liegt an der der Bauchseite zugekehrten Ecke der äußeren Atemöffnung, wo Luftröhre, Zwischenringhaut und Verschlußkappe ineinander übergehen (Abb. 16—21). Nach G. d. Morison (19) wird dieser Muskel durch einen kleinen Nerven versorgt, der von einem größeren in den zweiten Nervenknoten mündenden ausgeht.

A. D. Betts (2) nimmt auf Grund ihrer Untersuchungen an, daß der sich zusammenziehende Muskel die Verschlußkappe krümmt, indem er sie konvexer macht. Bei seiner Erschlaffung hat die Kappe das Bestreben sich abzuflachen, durch ihre eigene Elastizität nimmt sie die Ruhelage wieder ein. Sie vermutet, daß der Muskel ein Öffnungsmuskel ist, denn er erweitert den Vorraum der Öffnung des Atemmales, die eine kreisrunde Form annimmt.

Diese Vorstellung konnte nur zustandekommen in der Annahme, daß die Austrittsöffnung der Luftröhre fest eingebaut ist. Die Kappe ist einem breiten Mützenrand vergleichbar. Wenn an einer Ecke ein Zug einsetzt, kommt es zu weiterer Abflachung, nicht aber zu stärkerer Aufwölbung. Es sei denn, daß eine Ecke unbeweglich festgelegt sei, der Zug aber über sie von der anderen Ecke her, also beide überkreuzend, einsetzt. Das ist jedoch nicht der Fall. In Wirklichkeit setzt der Muskel an einer Kappenecke an und bildet mit der Luftröhrenachse einen spitzen Winkel (Abb. 17 und 21).

Abb 15. Luftröhrenlängsschnitt durch das 1. Brustmal. Original 120 : 1.

Durch Beobachtungen am lebenden Tier suchte ich Klarheit über die Bewegungen der Kappe zu erhalten.

Auf einer kleinen Paraffinplatte befestigte ich Arbeitsbienen in Seitenlage, deren Flügel und Beine gestreckt und mit dem erwärmten Spatel leicht an der Oberfläche des Paraffins festgeschmolzen wurden. Die Bewegungen des Hinterleibes werden durch diese Anheftung nicht behindert, sämtliche Atemöffnungen bleiben bei Tätigkeit, die Brust dagegen ist mit Anheftung ihrer Anhänge in Ruhelage gebracht. Durch vorsichtiges Schaben mit einem scharfen Messer, dessen Schneide immer senkrecht zur Panzerfläche geführt wird, lassen sich die Chitinhaare leicht entfernen. Um in der Nähe des ersten Atemmales jede Verletzung der zarten Zwischenringhaut zu verhindern, darf das Messer nur in der Richtung von vorn nach hinten über die Chitinzunge geführt werden. Wichtig ist es, den dicken Haarwall an der nach innen gebogenen Spitze der Zunge restlos zu beseitigen. Durch Schrägstellen der Paraffinplatte unter der Lupe erhält man Einblick in die Atemöffnung vom bauchseitigen Rand der Chitinzunge her. Eine sehr gute Lichtquelle, am besten eine Punktlichtlampe ist dabei unentbehrlich. Noch deutlicher werden die Bewegungen des Luftröhrenausganges, wenn man

den bauchseitigen Rand der Zunge mit der Nadel etwas nach außen drückt.

Man staunt, sehr lebhafte Bewegungen am ersten Atemmale zu beobachten. In kürzesten Zwischenräumen stößt der Luftröhrenmund, dessen Schrägstellung schon oben erwähnt wurde, in schräger Richtung gegen die Wand der zweiten Bauchschuppe vor. Nach jedem Vorschnellen geht er mehr oder weniger weit in die Ruhelage zurück. Über den wirklichen Abschluß der Lichtung lassen sich natürlich bei der raschen Folge der Atembewegungen Einzelheiten nicht wahrnehmen, der Längsschnitt allein kann darüber Aufschlüsse vermitteln.

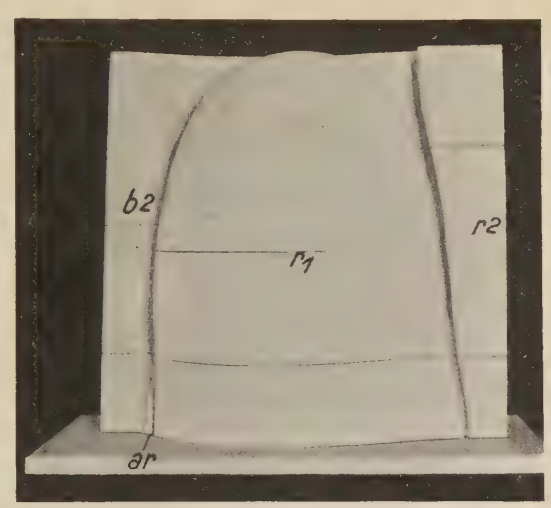

Abb. 16. Modell des 1. Brustmales. Ansicht von außen. Original 33 : 1

Der Vorgang der Atmung ist leicht zu erklären. Zweifellos ist das Vorstoßen eine Öffnungsbewegung, das Zurückziehen der Kappe hingegen bewirkt den Verschluß der Atemöffnung. Beim Erschlaffen des Muskels schiebt sich die Luftröhre dank ihrer eigenen Elastizität vor. Die Falten der Zwischenringhaut, die Einfaltung der körperwärts liegenden Luftröhrenwand und schließlich die federnde Verbindung des äußeren Bauchschuppenrandes gewähren die Luftröhre große Bewegungsfreiheit. Der Verschluß der Atemöffnung wird durch Zusammenziehung des Muskels hergestellt. Dabei wirkt der Muskelzug in zweifacher Hinsicht. Zunächst preßt er die Luftröhre in ihre tiefste Lage zurück, dann aber bewirkt seine Anspannung ein Einklappen der Kappe in die am

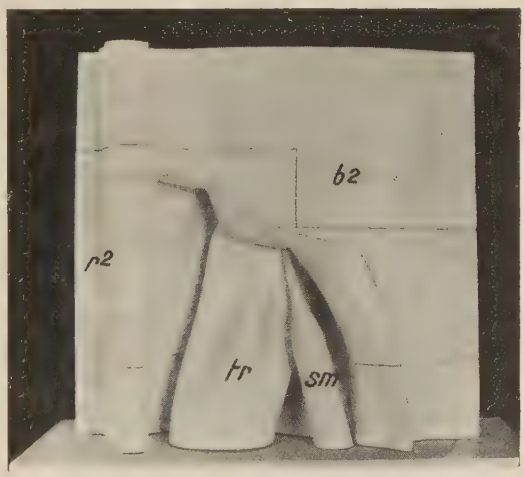

Abb. 17. Modell des 1. Brustmales. Ansicht von innen. Original 33 : 1.

äußersten Rande der Bauchschuppe befindliche Vertiefung. Mit der Entspannung klappt umgekehrt die Kappe zuerst in die Höhe, dann erst schnellt

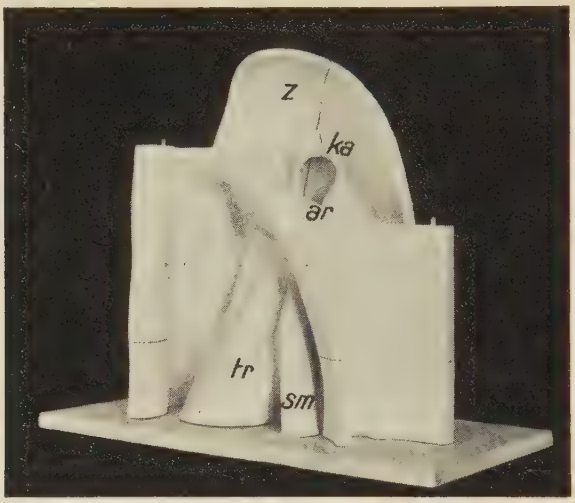

Abb. 18. Modell des 1. Brustmales. Einblick in die äußere Atemöffnung. Original etwa 33 : 1.

sie vor. Damit wird auch die große Bedeutung der Luftröhrenversteifung, die Vereinigung der Schraubfalten zu einer gemeinsamen Längsseite klar, ihre Lage und Festigkeit hindert bei dem kräftigen Muskelzug eine Formveränderung. Das Atemmal bleibt offen, wenn man an der lebenden festgehefteten Biene den Muskel durchtrennt, ebenso wird bei Muskellähmung durch Einspritzen des bekannten Muskelgiftes Curare die Atemöffnung offen gehalten. Die Versuche zeigen, daß der Muskel nur das Schließen übernehmen kann.

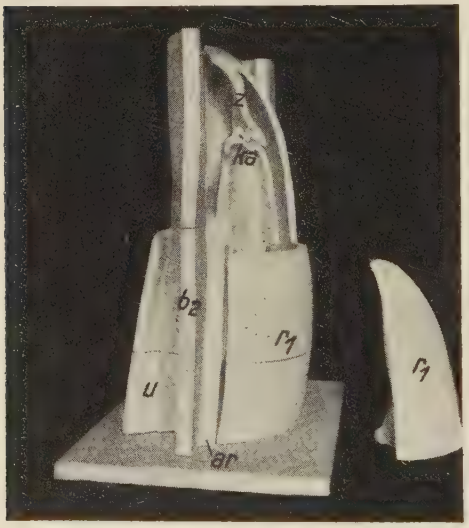

Abb. 19. Modell des 1. Brustmales. Seitlicher Einblick in das 1. Atemmal nach Entfernen der linken Zungenhälfte der 1. Rückenschuppe. Original etwa 33 : 1.

Der Versuch, Zusammenhänge der Einzelteile der Hinterleibsmale mit denen des ersten Brustmales festzustellen, führt kaum zu Ergebnissen, will man sich nicht in das Gebiet leerer Annahmen verirren. A. D. Betts (2) vermutet eine gewisse Ähnlichkeit zwischen Kegel und Schloßbügel der Hinterleibsmale

und der Kappe des ersten Brustmales. Das ist wohl noch die einzig brauchbare Deutung irgendwelcher Zusammenhänge, denen sonst gewaltige Gegensätze gegenüberstehen. Erinnert sei nur an den vollkommenen

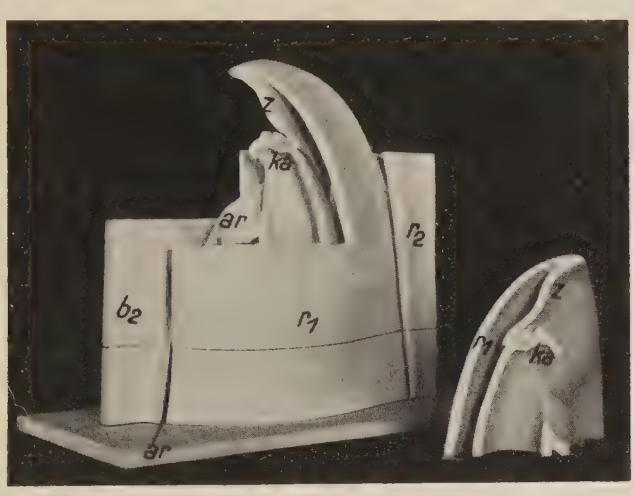

Abb. 20. Modell des 1. Brustmales. Einblick in die Atemöffnung im reinen Längsschnitt. Original etwa 33 : 1.

Fortfall des Näpfchens, die große Beweglichkeit der Einzelteile und nicht zuletzt an die Gegensätzlichkeit in der Wirkung des Muskels, der an den Hinterleibsmalen das Öffnen, am ersten Brustmal hingegen das Schließen bewirkt. Die Fasern des Muskels heften sich beim ersten Mal an der

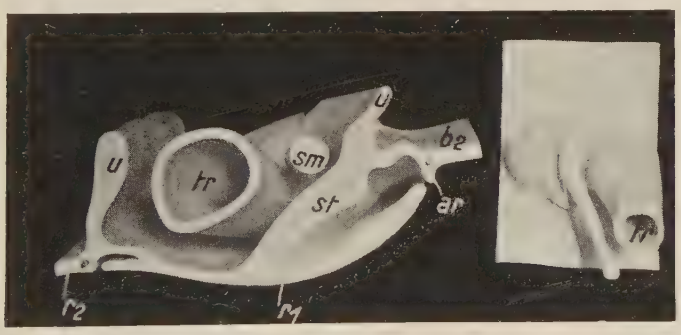

Abb. 21. Modelle des 1. Brustmales und des Hinterleibsmales der Arbeitsbiene bei gleicher Vergrößerung. Original 33 : 1.
r_2 Rückenschuppe 2. Ring, b_2 Bauchschuppe 2. Ring, ar äußere Randleiste, ka Kappe, sm Schließmuskel, st. Stützwand, tr Luftröhre, u Umschlagsrand, e Zwischenringhaut.

Panzerinnenseite an und vereinigen sich nahe dem Atemmale zu einer Chitinsehne. An dem ersten Hinterleibsmale hingegen setzen die Muskelfasern am Schloßkegel an und die Chitinsehne verbindet sich mit der Panzerschuppe.

b) Der Verschluß des ersten Brustmales und das Eindringen der Milben.

Die bisherigen Beobachtungen über die Lebensweise der Milben seien nachfolgend in aller Kürze zusammengefaßt.

1. Die erwachsene weibliche Milbe wird vermutlich in den Brustluftröhren einer befallenen Biene, in denen sie aufgewachsen ist, begattet. Mit dem Tode des Wirtes, vielfach aber auch schon bei dessen Lebzeiten wandert sie aus.

2. Sie gelangt zu Zeiten der Flugruhe (Winter, Regenzeiten), wenn die Bienen sich zur wärmenden Traube zusammenziehen, sonst aber wohl auch durch Abstreifen auf eine gesunde Biene, sucht und durchschreitet dort die Öffnung des ersten Brustmales.

3. In der Luftröhre kommt ihre Nachkommenschaft zur Welt: sie legt große Eier, woraus Larven schlüpfen. Diese wachsen heran und füllen allmählich die Luftröhrenlichtung aus, sie hindern den Durchzug der Atemluft und schädigen den Wirt durch Entzug von Blut. Möglicherweise werden auch Speichelgifte ausgeschieden, die Lähmungserscheinungen (Flugunfähigkeit) hervorrufen. An den Anstichstellen der Luftröhre (die Milben besitzen stilettartige Mundwerkzeuge) dringt Blutflüssigkeit ein und gerinnt vermutlich unter Einwirkung des Milbenspeichels zu braunen Krusten, die man früher für Milbenkot hielt.

4. Ist die Nachkommenschaft herangewachsen, so verlassen die weiblichen Milben nach erfolgter Begattung die Luftröhre und suchen einen neuen Wirt auf. Damit beginnt der Kreislauf von neuem.

Zweimal wird die Atemöffnung von den Milben durchschritten, einmal beim erstmaligen Einzug einer weiblichen Milbe in die Luftröhre und ferner bei der Auswanderung. Drei Möglichkeiten lassen sich für das Durchwandern der äußeren Atemöffnung in Erwägung ziehen:

1. Das Atemmal besitzt überhaupt keine eigentliche Verschlußeinrichtung.

2. Ein gut arbeitender Verschluß ist vorhanden, die Milben gelangen jedoch mit dem Strom der Atemluft oder durch eigene Behendigkeit im Augenblick des Öffnens in die Luftröhre.

3. Durch ein von der Milbe abgeschiedenes Speichelgift werden Lähmungserscheinungen hervorgerufen, welche die Verschlußeinrichtung ausschalten und der Milbe einen bequemen Einstieg ermöglichen.

Ehe wir diese drei denkbaren Fälle erörtern, ist darauf hinzuweisen, daß es nicht die Aufgabe der Atemöffnung oder ihrer Verschlußeinrichtung sein kann, Fremdkörper, seien es lebende oder leblose Dinge, fern zu halten, wie vielfach angenommen wurde. Dieser Aufgabe dienen zunächst die Haare des Außenpanzers. Bei den Hinterleibsmalen 3—8 spielt außerdem, wie oben erwähnt, das Säubern durch das Überschieben der Leibesringe eine bedeutende Rolle. Schließlich sei an die feinen Chitinhaare des Näpfchens und beim ersten Brustmal an die Häufung der

Haare zu einem förmlichen Haarwall am Vorderrand der Chitinzunge erinnert. Der Luftstrom zieht in Wirklichkeit durch diesen Haarwall, wie sich im Versuch nachweisen läßt, worüber später berichtet werden soll. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß es der Milbe mit ihrem borstenstarrenden Körper gelingen sollte, durch das Haargewirr unter die Chitinzunge zu gelangen. Da die Verbindung des Chitinlappens mit der Rückenschuppe des zweiten Ringes äußerst eng ist, kommt auch ein seitliches Eindringen von oben her nicht in Frage. Wohl aber erleichtert der große Abstand des Unterrandes der Chitinzunge von der zweiten Bauchschuppe, den die Stützwand herstellt, deren Vordringen. Eine Verstärkung des Haarkleides ist hier nur in nächster Nähe der Zungenspitze festzustellen.

Die oben gegebene Beschreibung des Aufbaues des ersten Atemmales erhellt, daß die Atemöffnung sehr wohl ein Schloß besitzt. Freilich läßt sich im Versuch nicht deutlich nachweisen, ob wirklich das Umschlagen der Kappe einen so guten Abschluß herstellt, wie wir ihn von den Hinterleibsmalen her kennen. Da der Muskel mit dem Tode erschlafft, erscheint die Kappe in allen Präparaten und Schnitten in Öffnungsstellung. Die körperliche Darstellung im Modell läßt mit Bestimmtheit vermuten, daß die Kappe einen guten Abschluß der Atemöffnung ermöglicht.

Die Frage, inwieweit der Strom der Atemluft imstande ist, ein unfreiwillige Verfrachtung der Milbe in die Luftröhre zu übernehmen, versuchte ich am lebenden Tier zu lösen. G. d. Morison (19) hat gleichfalls Versuche in dieser Richtung angestellt. Er verwendete feingepulverte Holzkohle, die er nach dem Abschaben der Haare in die Nähe der Atemöffnung brachte. Bei Verwendung geringer Mengen wurde das Pulver durch die austretende Atemluft abgeblasen, während die Teilchen bei der Einatmung nur schwach bewegt wurden. In die Luftröhre gelangten die Fremdkörper nur dann, wenn große Mengen unter die Chitinzunge gebracht wurden. Ich verwendete zu meinen Versuchen ausschließlich Rußteilchen, die ich durch Abbrennen von Benzol erhielt. Die leichten Flocken eigneten sich besonders gut. Nur selten gelang es, kleinste Rußteilchen durch die Atemluft in die Luftröhre zu bringen. Der austretende Luftstrom hingegen schleuderte auch große Brocken von der dem Atemmal genäherten Nadel fort. Wenn ich den Hohlraum unter der Kappe mit Ruß ausfüllte, mußte er natürlich in die Luftröhre gelangen, da bei Betrachtung unter der Lupe die Öffnung nach oben gerichtet ist und wie ein Trichter den Inhalt des Vorraumes aufnimmt, worin sich die Kappe hin- und herbewegt. Bei der senkrecht auf der Wabe sitzenden oder sich in der Wagrechten bewegenden Biene hingegen ist die Öffnung nach unten bezw. nach hinten gerichtet. Da der Luftstrom beim Einatmen im Gegensatz zum austretenden verhältnismäßig schwach ist, kommt es wohl kaum in Frage, daß eine bis in die Nähe der Atemöffnung vorgedrungene Milbe eingesogen wird. Einmal besitzt der seinem

Rauminhalt nach wohl kleine Körper ein hohes spezifisches Gewicht und andererseits heftet sich die Milbe mit den Haftlappen ihrer Beine an die Unterlage fest an. Während ihrer ganzen Aufenthaltsdauer widersteht sie in der Luftröhre dem kräftigen austretenden Luftstrom. Daher ist kaum anzunehmen, daß sie durch den schwachen Luftstrom der Einatmung mitgerissen wird.

Die andererseits mögliche Annahme, daß die Milbe im Augenblick des Öffnens der Kappe einschlüpft, erscheint wahrscheinlicher, würde aber bei der raschen Aufeinanderfolge der Atembewegungen große Behendigkeit des Tieres voraussetzen. Die Beobachtungen der Bewegung der Kappe brachten eine rasche Klärung. Die Biene schließt nämlich das erste Atemmal nur dann, wenn der Hinterleib bei kräftigen Atembewegungen seine größte Länge erreicht. Der Vorgang ist deutlich zu beobachten, wenn eine Person durch die Lupe die Bewegungen der Kappe und eine zweite die des Hinterleibes mit bloßem Auge feststellt. Durch Zuruf können sich beide verständigen. Das Atemmal ist offen während des Zusammenschiebens und auch während des Auseinanderziehens des Hinterleibes, es schließt sich vollkommen nur bei kräftigem Atmen in dem Augenblick, wo die Streckbewegung endet. Da die Bewegungen sich in rascher Folge vollziehen (etwa 150 in der Minute), ist das Eindringen der Milbe während des Öffnens nicht anzunehmen. Wohl aber gestatten die eingeschalteten oft minutenlangen Atempausen ein müheloses Einwandern. In diesen Pausen ist die Kappe halb geöffnet und in eine leicht zitternde Bewegung versetzt, die auch der Hinterleib ausführt. Das Eindringen dürfte vom Oberrand der Bauchschuppe her, nicht aber über die Kappe des Atemmales erfolgen, da diese, wie auch die Zwischenringhaut, in der sie aufgehängt ist, durch ihre kräftigen Bewegungen einen sehr unbehaglichen Aufenthaltsort für die Milbe bilden würden.

Die Lähmung des Schließmuskels durch die Ausscheidung von Speichelgiften wurde als dritte Möglichkeit in Erwägung gezogen. Aber die geschützte Lage der Muskelfasern und ihre Vereinigung zu einer Chitinsehne in der Nähe der Kappe, macht diese Annahme unwahrscheinlich, es sei denn, daß das Gift in den Blutstrom gelangt, und den Muskel in seiner Tätigkeit beeinträchtigt.

Auf gleiche Weise, wie der Einzug in die Luftröhre stattfinden dürfte, kann der Auszug der begatteten Weibchen erfolgen. Sicherlich wird auch mit starker Verkrustuug der Luftröhreninnenwand die Verschlußeinrichtung gehemmt. Leider standen mir lebende milbenkranke Bienen nicht zur Verfügung, ich behalte mir vor, in einer späteren Veröffentlichung darüber zu berichten.

c) Das erste Brustmal bei der Hummel, Hornisse und Wespe.

Es war naheliegend, die oben besprochenen Untersuchungen über den Bau des ersten Brustmales auch auf die nächsten Verwandten der

Honigbiene auszudehnen. Zu diesem Zweck standen mir vorbereitete Tiere von Bombus terrestris, Vespa crabro und Vespa rufa in ausreichender Menge zur Verfügung. Schnittreihen wurden nicht angefertigt, meine Beobachtungen beschränkten sich auf das bei der Arbeit unter der Lupe und im Ganzpräparat gewonnene Bild, da es sich nur darum handelte, Vergleiche mit dem 1. Brustmale der Biene anzustellen.

Bombus terrestris.

Enge verwandtschaftliche Beziehungen treten uns schon bei Betrachtung des äußeren Brustpanzers entgegen.

Bauch- und Rückenschuppe des zweiten Brustringes stoßen in gleicher Weise mit ihren vorderen Rändern im spitzen Winkel zusammen. Ein nach rückwärts vorspringender Chitinlappen der ersten Rückenschuppe überdeckt die Vereinigungsstelle. Zwischen Chitinzunge und Bauchschuppenrand schaltet sich eine Stützwand ein. Die Abweichungen in der Ausformung sind so geringfügig, daß ich auf die eingehendere Schilderung verzichten kann.

Der Luftröhrenast hängt in gleicher Weise wie bei der Biene mit den Luftsäcken des Kopfes und durch einen rückwärts laufenden Zweig mit denen der Brust zusammen. Das nahe der äußeren Atemöffnung liegende Stück der Luftröhre läßt jedoch die bei der Biene so deutliche Abweichung im Verlauf der Schraubleiste nicht erkennen. Bis zur Ansatzstelle der Luftröhre am Rande der zweiten Bauchschuppe läuft die Versteifung in ungestörter Schraubwindung, auch zeigt die Luftröhre, abgesehen von der Verengerung nahe der Ausmündungsstelle, keine wesentlichen Formunterschiede. Die Aufhängung der Luftröhre in der Zwischenringhaut und die Anheftung am Rand der zweiten Bauchschuppe entspricht den bei der Biene geschilderten Verhältnissen. Die Form der Verschlußkappe ist abweichend. Während sie bei der Biene etwa die Form eines breiten Mützenrandes hat, ist sie bei der Hummel mehr schüsselförmig gestaltet. Sie entspricht damit dem runden Querschnitt der Luftröhre, die bei der Biene an der Atemöffnung breit gezogen ist und einen mehr eiförmigen Querschnitt hat. Die eigentliche Atemöffnung zeigt nicht die deutliche Schrägstellung zur Wand der zweiten Bauchschuppe wie bei der Biene. Der Luftröhrenmund stößt vielmehr bei der Öffnungsbewegung fast senkrecht gegen die Bauchschuppe vor.

Der Schließmuskel des Atemmales zieht vom Rand der zweiten Bauchschuppe zu der dem Rücken zugekehrten Ecke der Verschlußkappe er ist länger als bei der Biene, durch Einschaltung einer längeren Chitinsehne wird jedoch seine Zugwirkung gemildert. Am Rand der zweiten Bauchschuppe setzt er nicht zu einer tellerartigen Fläche, sondern an einem etwas vorspringenden Chitinzapfen an.

Die Untersuchung einer großen Anzahl von Apiden, vornehmlich einzellebender Bienen, deren nähere Bestimmung unterblieb, ergab das gleiche Bild.

Abgesehen von unbedeutenden Abweichungen, die durch andersartige Ausformung des Brustpanzers bedingt sind, zeigt das erste Brustmal in der Familie der Apiden den gleichen Bauplan.

Vespa crabro.

Von allen Wespen eignet sich die Hornisse wegen ihrer beträchtlichen Körpergröße am besten für die Untersuchung.

Die Form der Ringe des Brustpanzers läßt schon bei äußerlicher Betrachtung eine Reihe bemerkenswerter Unterschiede gegenüber dem Panzer der Bienen erkennen. Die Rückenschuppe des ersten Ringes ist von bedeutender Größe. In die Zwischenringhaut, die ihren bauchseitigen Rand mit der Bauchschuppe des zweiten Ringes verbindet, ist das erste Mal eingelagert (Abb. 22). Damit sind viel einfachere Verhältnisse ge-

Abb. 22. Die Lage der Atemmale an der Brust der Hornisse, Vespa crabro, nach E. Zander (28). Vergrößerung 5:1. s_1—$_4$ Atemmal 1—4.

schaffen als bei den Bienen, deren erste Atemöffnung an der Verbindungsstelle dreier Panzerteile liegt. Die zweite Bauchschuppe ist an der Austrittsstelle des Atemmales muldenartig nach innen gedrückt, während sich der Rand der ersten Rückenschuppe etwas nach außen wölbt und einen sanft gerundeten Vorsprung bildet. Die durch Einbuchtung und Aufwölbung entstehende, etwa linsenförmige Lichtung schafft genügend Raum für die Austrittsöffnung der Luftröhre. Die bei der Biene so wichtige Stützwand ist hier entbehrlich.

Der Luftröhrenstamm verbindet sich wie bei der Biene und Hummel mit den des Kopfes und den Luftsäcken der Hinterbrust; ein in geringer Entfernung von der Atemöffnung abzweigender Seitenast versorgt die gutentwickelten Brustdrüsen. Die Schraubleiste zeigt keinerlei Unterschiede ihres Verlaufes (Abb. 24). Die Anheftung des Luftröhrenausganges erfolgt an der dem Körperinnern zugewandten Seite am Rand der Bauch-

schuppe des zweiten Ringes, die übrige Rundung wird von der nur wenig beweglichen Zwischenringhaut gehalten. Eine schmale, auch hier mützenschirmartige Verschlußkappe (Abb. 24) springt über die Zwischenringhaut hervor und bildet den Verschluß der Atemöffnung. Die seitlichen Enden der Kappe verbindet ein Chitinband, das die Luftröhre unterhalb der Anheftungsstelle an der zweiten Bauchschuppe umgreift. Dadurch entsteht ein Chitinring mit etwa linsenförmiger Lichtung, dessen eine Hälfte von der Verschlußkappe, dessen andere von dem Chitinband gebildet wird, woran der Schließmuskel ansetzt.

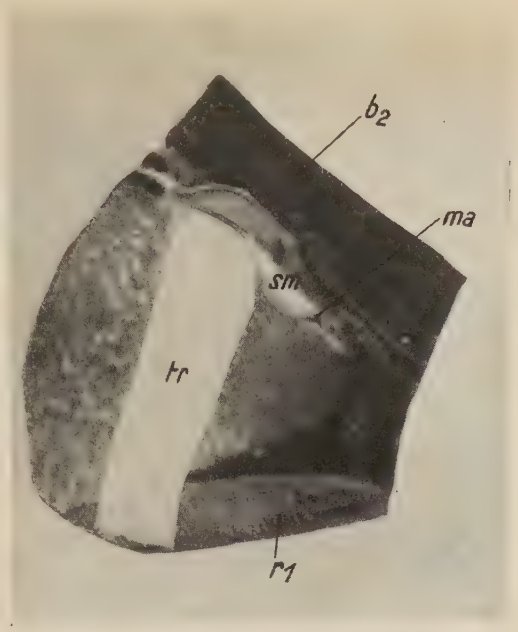

Abb. 23. Das 1. Brustmal der Hornisse vom inneren Körper gesehen. Original 20 : 1.

Die auffallend kurze, aber besonders breite Muskel zieht von einem weit nach innen vorspringenden Chitinkegel (Abb. 23 und 24) zu dem die Luftröhre umgreifenden Chitinband, das an dieser Stelle etwas verstärkt

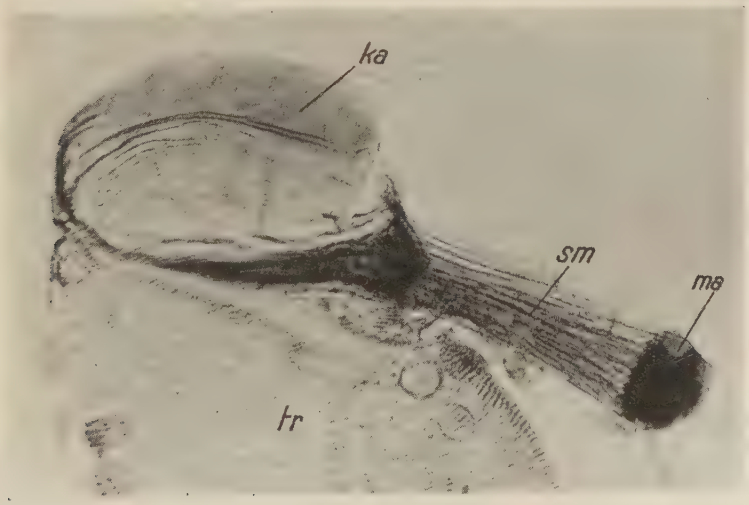

Abb. 24. 1. Brustmal der Hornisse, Luftröhre, Atemöffnung mit Kappe und Muskel. Original 75 : 1.

ist. Der genannte Chitinkegel sitzt im Gegensatz zu den Bienen nicht am Rand der zweiten, sondern der ersten Rückenschuppe. Der Muskel bewirkt auch hier das Schließen der Atemöffnung, durch seine Verkürzung wird die Luftröhre etwas zurückgezogen und die Verschlußkappe legt sich über die Öffnung.

Vespa rufa.

Wie zu erwarten war, ergab die Untersuchung des ersten Brustmales bei dieser der Hornisse so nahe verwandten Form kaum nennenswerte Unterschiede. Bemerkenswert ist lediglich die etwas größere Länge des Schließmuskels, der sich aus einer geringeren Anzahl von Muskelnfasern zusammensetzt.

Als Ergebnis der in ihrem Umfang noch sehr bescheidenen vergleichenden Betrachtungen über das erste Atemmal der Honigbiene und ihrer näheren und weiteren Verwandten können wir feststellen:

1. Das erste Atemmal liegt stets in der Zwischenringhaut, die den ersten und zweiten Leibesring verbindet.

2. Die abgehende Luftröhre ist weit und kräftig versteift. Sie führt den Luftsäcken des Kopfes und den Zellherden der Vorderbrust Luft zu und hängt mit den übrigen Luftsäcken des Körpers zusammen.

3. Die Atemöffnung ist in allen Fällen mit dem Rand der zweiten Bauchschuppe eng verbunden, sonst aber beweglich in der Zwischenringhaut aufgehängt, über die nur die eigentliche Verschlußkappe hervorragt. Die Form der Verschlußkappe wechselt.

4. Der einzige vorhandene Muskel ist ein Schließmuskel. Er zieht bei den Bienen vom Rand der zweiten Bauchschuppe, bei den Wespen vom Rand der ersten Rückenschuppe zur Atemöffnung. Dort sitzt er bei den ersteren, nachdem er die Luftröhre halb unterkreuzt hat, am beweglichen Teil des Luftröhrenrandes, bei den letzteren aber an einem schmalen Chitinband, das sich mit der Verschlußkappe zu einem Ring verbindet, an. Der Zug bewirkt ein Zurückziehen der Luftröhre und damit Abdecken ihrer Öffnung durch die Verschlußkappe.

2. Das zweite Brustmal der Biene.

Das zweite Brustmal der Biene, am Larvenkörper noch ebenso groß wie alle übrigen Male, bleibt bei der Umformung des Körpers im Gegensatz zum ersten und dritten Male auf niedriger Entwicklungsstufe stehen. Es liegt so versteckt, daß es vielfach übersehen wurde (J. Rennie (22), andererseits aber nur seiner Lage nach beschrieben werden konnte. E. Zander (29) sagt: „Das Stigma 2 bleibt winzig klein und hat offenbar nur sehr untergeordnete Bedeutung. Man erkennt es nur auf Schnitten als kleinen Schlitz unmittelbar vor und unter den Hinterflügeln.“ A. D. Betts (3) nimmt mit Bestimmtheit an, daß es überhaupt untätig

ist, andernfalls könne die zugehörige Luftröhre und ein etwa vorhandener Muskel nur sehr klein sein.

Meine Bemühungen, hier Klarheit zu schaffen, waren lange Zeit vergeblich, doch brachte mich der Zufall auf eine Arbeitsweise, die das Freilegen der Atemöffnung ermöglichte; Schnittreihen konnten jedoch nicht mehr gefertigt werden.

Am Körper der Bienenlarve liegt die zweite Atemöffnung wie eingangs erwähnt, am hinteren Rand des zweiten Ringes, es kann aber mit gutem Recht auch von einer Einschaltung zwischen zweitem und drittem Ring gesprochen werden.

Bei der erwachsenen Biene finden wir das zweite Atemmal in gleicher Lage, es tritt im obersten Winkel der Naht aus, welche die zweite und dritte Bauchschuppe miteinander bilden. Mit dem ersten Brustmal liegt es etwa in gleicher Höhe, ist aber infolge der kräftigen Ausbildung des zweiten Ringes mehr dem dritten Atemmale genähert.

Man sieht unter dem vorderen Rand der Ansatzstelle des Hinterflügels eine ganz schwache schlitzförmige Erweiterung (Abb. 25) der Bauchschuppenränder und vermutet keineswegs, daß hier das Atemloch liegen könnte. Um nähere Aufschlüsse zu erhalten, muß man die Verbindung der beiden Bauchschuppen lösen.

Alle meine Bemühungen, eine Aufspaltung vor der Körperunterseite nach der Flügelwurzel hin zu erreichen, scheiterten. Da sich wohl die Bauchschuppen trennen ließen, jedoch ihre nach innen eingeschlagenen Ränder miteinander verbunden blieben, gleichgültig, ob ich die Spaltung von der Außen- oder Innenseite des Körpers her versuchte. Erfolgreich war meine Arbeit erst, als ich die Rückenschuppen und mit ihnen die Flügelansatzstellen vorsichtig löste. Die Nadeln wurden dann an den beiden Oberrändern der Bauchschuppen eingestetzt und es gelang, die Umschlagränder zu trennen. Dazu verwendet man am besten schon gebräunte Drohnen kurz vor dem Ausschlüpfen, da ihr Panzer noch nicht erhärtet ist. Um die beiden Umschlagsränder im Präparat flachliegend einbetten zu können, schneidet man die Außenflächen der beiden Bauchschuppen möglichst nahe an der Umschlagstelle ab.

Während die Schuppenränder der Brustringe meist durch einen verdickten Chitinstreifen versteift sind, finden wir an den Umschlagstellen verhältnismäßig dünne, aber weit ins Körperinnere einragende plattenförmige Gebilde, die sich an ihren einander genäherten Flächen eng verbinden.

Der Umschlag der dritten Bauchschuppe ist besonders breit und erscheint als glatte Fläche, nur am Umschlagsrand selbst ist er in der Gegend des Atemmales schwach eingesenkt (Abb. 25). Diese Bucht erscheint in der Aufsicht als schlitzförmige Grube, wovon oben schon die Rede war.

Die nach innen abgebogene Randfläche der zweiten Bauchschuppe zeigt nahe dem Umschlag die schmale Atemöffnung (Abb. 26). Ihrer Form nach erinnert die äußerst enge, langgezogene Lichtung an die äußere Öffnung am Näpfchen der Hinterleibsmale. Der Rand ist durch einen kräftigen Chitinring verdickt und scheint keine Bewegungen zu gestatten. Er geht unvermittelt in einen mäßig versteiften nach vorn laufenden Luftröhrenstamm über, der in geringer Entfernung in die vorderen Luftsäcke der

Abb. 25. Lage des 2. Brustmales der Biene (Drohne). Original 50 : 1. Panzerteile etwas gestreckt.

Hinterbrust einmündet. Einen Muskel konnte ich trotz aller Mühe nicht finden, ich nehme an, daß er überhaupt fehlt. Möglicherweise kann das Atemloch geschlossen werden, indem es fest gegen den Umschlagsrand gepreßt wird. Ich hoffe in einer späteren Veröffentlichung die Verhältnisse nach Schnittreihe und Modell genauer klar zu legen.

Die oben besprochenen Befunde erläutern, daß das zweite Atemmal tätig ist, wenngleich es bei einer geringen Größe keinen allzugroßen Wert haben wird.

Einem Ergebnis meiner Untersuchungen ist ein besonderer Wert beizulegen, da es die viel umstrittene Frage eindeutig beantwortet, welchen Brustringen die Atemmale zuzurechnen sind. Es stehen sich hier zwei Meinungen gegenüber.

E. Zander (28) und F. Künneth (14) rechnen das erste Brustmal der Hauptflügler auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen dem ersten Leibesring zu, während der zweite und dritte Ring atemmalfrei bleiben, da das zweite Atemmal in der Zwischenringhaut liegt, welche die beiden Ringe verbindet.

Dagegen wird in älteren und neueren Aufsätzen die Ansicht vertreten, daß der erste Ring des Atemmales entbehre und das erste Mal vielmehr dem zweiten Ring zuzurechnen sei.

A. D. Betts (2) fügt ihrer Beschreibung des ersten Atemmales den Nachsatz an: „Schließlich sei bemerkt, daß der beste Beweis erbracht ist, daß das erste Stigma der Biene eine Mesothorakalstigma ist, trotz seiner Lage bei der Larve an der hinteren Ecke des Prothorax (Practikal Bee Anatomy fig. 47, 14). Das steht in Zusammenhang mit Comstocks Meinung von der Lage der Stigmen bei den Insekten im allgemeinen (Introduktion of Entomology 1920, S. 11).

Abb. 26. Das 2. Atemmal der Biene (Drohne). Orig. 150 : 1.

G. d. Morison (19) sagt: „Muskulatur und Nervenversorgung zeigen, daß das 1. Thoracalstigma der Biene zum Mesothorax gehört, wenn es auch von einem Teil des Prothorax überdeckt wird."

Das Ergebnis meiner Untersuchungen an der Honigbiene, das zunächst nur für diese allein gilt, läßt nur eine Deutung zu.

Wir stellten fest, daß das zweite Atemmal den Umschlagsrand der zweiten Bauchschuppe durchbricht. Damit dürfte seine Zugehörigkeit zum zweiten Ring klar bewiesen sein, es liegt also nur scheinbar zwischen den Ringen.

Das erste Atemmal muß, entsprechend seiner Lage an der Bienenlarve dem ersten Ring zugesprochen werden, da andernfalls zwei Atemmale auf einen Ring treffen würden.

IV. Beobachtungen über das Atmen der Bienen.

Die eingehende Beschäftigung mit dem Bau der Atemmale erweckt das Verlangen, auch Näheres über die eigentlichen Atemvorgänge zu erfahren. Bei der geringen Körpergröße der Biene und dem schwachen, an vielen Atemöffnungen ein- und austretenden Luftstrom kann nur der Versuch einige Aufschlüsse vermitteln.

Erst in neuerer Zeit sind derartige Versuche an Bienen vorgenommen worden, vor allem ist es G. d. Morison (19), dessen Arbeit eine Reihe wertvoller Beobachtungen bringt, auf die ich im nachfolgenden oft zurückkommen muß.

Die ältere, bis vor wenigen Jahren gültige Auffassung schildert den Atemvorgang bei den Kerfen folgendermaßen:

„Die bei der Einatmung (Streckbewegung des Hinterleibes) durch alle Atemmale aufgenommene Frischluft wird nach dem Schlusse der Atemmale durch das Zusammenziehen des Hinterleibes in die feinen Zweige des Luftröhrennetzes gepreßt. Darauf öffnen sich die Atemmale wieder, um beim Ausklingen des Atemstoßes die verbrauchte Luft austreten zu lassen. Dieser Vorgang wiederholt sich in rascher Folge.“ Die Annahme spricht also vom Ein- und Ausatmen sämtlicher Atemmale.

Die neueren Untersuchungen widerlegen diese Ansicht über die Atmung der Kerfen in allen Fällen. Wohl treten uns Unterschiede in den einzelnen Familien entgegen, immer aber nimmt die austretende Atemluft ihren Weg nur durch bestimmte Atemmale. Aus der großen Zahl der Arbeiten greife ich die mir am wichtigsten erscheinenden heraus.

F. Brocher (5) stellte Versuche am erwachsenen Gelbrandkäfer (Dytiscus marginalis) an und fand, daß die Einatmung durch das stark vergrößerte 7. und 8. Paar erfolgt, während alle übrigen Male, besonders aber das mächtig entwickelte erste Paar der Ausatmung dient.

W. v. Buddenbrock und G. v. Rohr (7) stellten an der als Versuchstier besonders geeigneten Stabheuschrecke (Dixippus morosus) fest, daß die Luft vornehmlich durch die Male des Hinterleibes aufgenommen und durch die Brustmale ausgestoßen wird. Die Male werden auch in den Atempausen mehr oder weniger weit offen gehalten, wobei sich ihre Schlösser zuckend bewegen. Die Versuche wurden durch abwechselndes Eintauchen der Brust und des Hinterleibes in Wasser vorgenommen. Bei einzelnen Tieren traten auch am eingetauchten Hinterleib kleine Luftblasen auf, die bei den Streckbewegungen des Hinterleibes (Einatmung) wieder eingesogen wurden. Andererseits beobachteten die

beiden Forscher, daß bei untergetauchter Brust die an den Atemmale sich bildenden Luftblasen, die hier eine besondere Größe erreichten, wieder eingezogen wurden. Diese Befunde berechtigen zu der Annahme daß in besonderen Fällen auch die Hinterleibsmale zum Ausatmen, die Brustmale zum Einatmen dienen können.

H. Jordan (10) berichtet über die Untersuchungen von H. Hazelhoff. Dieser beobachtete an Insekten und Spinnen, daß die Atemmale im Ruhezustand der Tiere fast völlig geschlossen sind, während die Verschlußkappen zitternde Bewegungen machen. Bewegt sich das Tier, so bleibt das erste Atemmalpaar dauernd offen, während sich das zweite Brustmalpaar und alle Hinterleibsmale bei jeder Zusammenziehung des Hinterleibes auf einen Augenblick schließen.

M. d. Buisson (8) verwendete Heuschrecken der Gattung Stenobothrus als Versuchstiere und fand später auch an anderen geflügelten Insekten seine Wahrnehmungen bestätigt. Er stellte fest, daß die Einatmung durch alle Brust- und Hinterleibsmale, die Ausatmung hingegen nur durch die Brustmale erfolge. Das taktmäßige Spiel der Rücken- und Bauchschuppen des Hinterleibes erzeugt einen den Körper von hinten nach vorne durchziehenden Luftstrom, nur in Ausnahmefällen sind die Teile des Brustpanzers an den Atembewegungen beteiligt.

Diesen Angaben widersprechen die Beobachtungen von M. Lee (16 und 17) durchaus. Er untersuchte Heuschrecken (9 Arten aus 5 Gattungen) und fand, daß die Einatmung durch die ersten beiden Brust- und die ersten beiden Hinterleibsmale erfolgt, während alle übrigen Hinterleibsmale ausatmen sollen.

Ehe ich auf die Untersuchungen an der Honigbiene eingehe, fasse ich die bisher angeführten Ergebnisse der Insektenatmung zusammen. Sie erläutern, daß die Ein- und Ausatmuug nicht von allen Atemmalen besorgt wird. Mit Ausnahme der letzterwähnten Arbeit (M. Lee) wird festgestellt, daß die Atemluft nur durch die vorderen Atemmale ausgestoßen wird. Die Bewegungen des Hinterleibes erzeugen einen den Körper von hinten nach vorn durcheilenden Luftstrom. Die größere Beweglichkeit der locker verbundenen und sich ineinanderschiebenden Hinterleibsringe machen im Gegensatz zur starren Verbindung der Brustringe diesen Vorgang verständlich.

Es ist verwunderlich, daß die Befunde von M. Lee (16 und 17) gerade das Gegenteil besagen, doch scheint seine Versuchsanordnung beweiskräftig zu sein. Er konnte deutlich das Öffnen der vier vorderen Atemmale beim Einatmen und ihr Schließen beim Ausatmen beobachten, andererseits bildeten sich beim Tauchen nur Luftblasen an den hintersten Atemmalen, die nicht wieder eingesaugt wurden, sondern sich bei jeder Zusammenziehung des Hinterleibes vergrößerten.

Die Honigbiene ist infolge ihrer Kleinheit, der Eigenart ihres Körperbaues und ihrer starken Behaarung nicht in gleichem Maße wie die an-

geführten Versuchstiere für die Untersuchung geeignet, auch ist ihre Wehrhaftigkeit nachteilig. Darum haben sich nur wenige Forscher mit ihr befaßt.

Auf Grund weitgehender Beschäftigung mit dem Bau der Atemmale und des Luftröhrennetzes kam A. D. Betts (4) zu folgender Annahme: „Bei der Ausdehnung des Hinterleibes werden die Atemmale geöffnet und die Luft strömt in die Luftsäcke ein. Wenn der Hinterleib sich zur Stoßbewegung anschickt, erschlaffen die Öffnungsmuskel und die Atemmale schließen sich. Da die Luft nirgends entweichen kann, ist sie gezwungen, vorwärts gegen Kopf und Brust zu strömen; dort mischt sie sich mit Frischluft, die durch die Atemmale 1 und 3 eingesogen wurde, versorgt das Gehirn und die seitlichen Speicheldrüsen; schließlich durchströmt sie die Luftröhre des ersten Atemmales und gelangt dadurch nach außen. Der Körper der Biene wird also von einem ungerichteten Luftstrom durchzogen."

G. d. Morison (19) schließt sich dieser Annahme an und bestätigte im Versuch den kräftigen Austritt der der Atemluft durch das erste Brustmal. Er schreibt: „Ich nehme mit Betts an, daß der Luftdurchfluß hauptsächlich ungerichtet ist. Durch alle Atemmale tritt Luft ein, und strömt bei regelmäßiger Atmung ausschließlich durch das erste Brustmalpaar aus. Wahrscheinlich erzeugen die Bewegungen des Hinterleibes eine Bewegungswelle, die von hinten nach vorn läuft. Jedes der Hinterleibsmale ist so gut durch ein Schloß versperrt, daß ich nicht zwischen ein- und austretenden Strömungen an den einzelnen Malen zu unterscheiden habe." Andererseits scheinen die ersten Brustmale dauernd offen zu sein, oder können sehr leicht offen gehalten werden, da sie eine Verschlußvorrichtung besitzen. Ein starker Luftstrom, der diese Atemmale durchzieht und vom Hinterleib ausgeht, ist leicht nachzuweisen, er ist viel kräftiger, als der eintretende Luftstrom. Morison verwendete Holzkohlenpulver und beobachtete, daß die in die Nähe des ersten Atemmales gebrachten Teilchen beim Ausatmen kräftig fortgeblasen, aber beim Einatmen nur schwach bewegt wurden.

V. Richter (22) tauchte Bienen entweder mit dem ganzen Körper oder in einer Glasröhre festgehalten, abwechselnd mit Kopf und Brust oder Hinterleib in erwärmtes Wasser und beobachtete den Austritt der Luftblasen. Auch versuchte er zu beweisen, daß die Hinterleibsmale die Luft nur von außen nach innen einströmen, nicht aber ausströmen lassen. Er nimmt an, daß an den Hinterleibsmalen die weiche Luftröhrenwand oder besondere Verschlußlappen bei der Ausatmung gegen den Durchgang zum Näpfchen gepreßt werden und diesen verschließen. Das Vorhandensein eines ausgezeichnet arbeitenden Schlosses, worüber ich eingehend berichtet habe, widerlegt diese Annahme. Das Ergebnis seiner Versuche lautet: „Die Biene nimmt bei Ausdehnung des Hinterleibes durch die 6 (in Wirklichkeit 7, der Verfasser) freien Stigmenpaare am Hinterleibe und

durch die 3 Stigmenpaare der Brust Luft ein und stößt sie mit der teilweise verbrauchten Luft bei den rückwärtigen Bruststigmen aus, wenn sich der Hinterleib einzieht. Außerdem wird Luft in die Mitteläste der vordersten Brusttracheen gepreßt, der Kopf erhält die vorher eingesaugte Frischluft, die beim nächsten Einatmen abströmt."

Meine eigenen Versuche über die Atemtätigkeit der Biene klären noch nicht alle Fragen, immerhin sind sie Bausteine zu einem Werk, das wohl kaum jemals vollendet werden wird.

Die deutlichen, mit dem bloßem Auge wahrnehmbaren Dehn- und Preßbewegungen des Hinterleibes vollziehen sich in raschester Folge. E. Zander (29) stellte in der Minute 150 Atembewegungen an der ruhenden Biene fest. G d. Morison (19) verwendete Arbeitsbienen während der winterlichen Ruhezeit (overwintering) und beobachtete bei ruhigem Sitzen 110—150, beim Fressen 120—150 und beim Fächeln 170—224 Bewegungen in der Minute. Meine noch vor Kenntnies der genannten Arbeit gewonnenen Werte weichen nur wenig von diesen ab. Durch Abstoppen der zwischen 2 Atempausen eingeschalteten Pumpzeit und Aufzeichnen jeder Pumpbewegung (Striche) oder laufendes Zählen wurden folgende Zahlen ermittelt. Biene sitzt ruhig ohne vorherige anstrengende Betätigung 120—145, Wächter am Flugloch 130—155, ruhende Biene nach Flug (Sammlerin) 135—175, Futter saugende Biene 135—155, fächelnde Biene 160—195. Die lebhaften Atembewegungen vor und nach dem Flug ließen vielfach die Ansicht aufkommen, daß die fliegende Biene nicht atmet. Diese Annahme widerlegt die lange Flugdauer eines durchgehenden Schwarmes, der nach eigenen Beobachtungen viele Minuten lang in der Luft bleiben kann. Leider sind beim Flug, wo zweifellos der lebhafteste Gasstoffwechsel erfolgen muß, Beobachtungen unmöglich. Pausen verschiedenster Länge sind zwischen die in ihrer Dauer stark wechselnden Pumpzeiten eingelegt. Je nach dem Luftbedürfnis des Tieres dauern die Unterbrechungen wenige Sekunden bis mehrere Minuten.

Von Wichtigkeit scheint mir auch der bisher zu wenig hervorgehobene Unterschied in der Länge der Streckbewegungen des Hinterleibes zu sein. Man beobachtet alle Übergänge von ganz schwachem Pumpen bis zu mächtigem Ausdehnen des Hinterleibes.

Die Zahl der Atembewegungen, die Länge der Atempausen und die Größe der Streckbewegung des Hinterleibes ist abhängig vom herrschenden Luftbedürfnis. Dieses wird gesteigert oder gemindert durch die Arbeitsleistung, die Wärme der Umgebung, das Alter der Bienen, die Belastung des Darmes und den Erregungszustand des Tieres.

Nach den Untersuchungen von G. d. Morison (19) folgt jeder Preß- und Streckbewegung des Hinterleibes in der Längsrichtung eine deutlich unterscheidbare rücken-bauchseitige Ausdehnung und Zusammenziehung. Ich fand diese Wahrnehmung in vollem Umfang bestätigt. Da die letzt-

genannte Bewegung dem Einatmen und damit dem Öffnen der Atemmale vorausgeht, ist man geneigt, ihr den Anstoß zum Öffnen der Atemmale zuzuschreiben. Der Verlauf der Öffnungsmuskel an den Hinterleibsmalen (siehe Abb. 1) bestärkt diese Annahme.

Ich wünschte nun durch Versuche Klarheit darüber zu erhalten, ob die Biene imstande sei, die Pumpbewegungen in der Längsrichtung des Körpers auszuführen und doch die Atemmale des Hinterleibes geschlossen zu halten.

In Reagenzgläser brachte ich etwa 3 cm vom oberen Rand Wattepfropfen, die mit Chloroform begossen wurden. In etwa 4 zu 4 cm große Häutchen aus dünnstem Gummi wurde ein kleines Loch, etwas enger als der Hinterleibsstiel der Biene, eingeschnitten. Beim Dehnen der Gummihaut erweitert sich das Loch und die Biene läßt sich mit dem Hinterleib leicht durchstecken. Um dem Verstechen vorzubeugen, wurden die vorgestreckten Stechborsten vorher gestutzt. Die Gummihaut trennt, ohne der Biene beim Atmen hinderlich sein, Brust und Hinterleib annähernd gasdicht gegeneinander ab. Ich konnte Bienen mit diesem Gummirock bei täglicher Fütterung viele Tage, im Höchstfalle 16 Tage lebend erhalten.

Die Bienen wurden zunächst den schwachen Chloroformdämpfen ausgesetzt, die dem umgelegten Reagenzglas entströmten, indem ich die Seite des Häutchens, woraus der Hinterleib ragte, etwa 5 cm vor die Öffnung hielt. Durch dieses Vorhalten wollte ich der Biene nach Wahrnehmung des Gases Gelegenheit bieten, die Hinterleibsmale zu schließen. Nach Ablauf von etwa 30 Sekunden bestestigte ich die Haut mit einem Gummibändchen über der Öffnung des Reagenzglases, so daß der Hinterleib den Dämpfen ausgesetzt war, die Brust hingegen frei die Luft der Umgebung aufnahm.

Der Hinterleib setzte seine Atembewegungen unverändert ohne Beschleunigung fort. Nach etwa $4^1/_2$ Minuten trat eine Lähmung des ganzen Körpers sein. Das Ergebnis einer Versuchsreihe war folgendes:

Versuchstier:	1	2	3	4	5	6	
Lähmung nach . . .	240	210	240	300	540	210	Sekunden.
Versuchstier:	7	8	9	10	11	12	
Lähmung nach . .	300	300	240	180	240	210	Sekunden.

Brachte ich umgekehrt Kopf und Brust in die Chloroformdämpfe, so trat nach lebhaftem Pumpen des Hinterleibes schon nach wenigen Sekunden (im Mittel 37) die Betäubung ein. Ich nenne die Zahlen einer Versuchsreihe:

Versuchstier:	1	2	3	4	5	6	
Lähmung nach . . .	33	40	35	35	30	42	Sekunden.
Versuchstier:	7	8	9	10	11	12	
Lähmung nach . . .	45	34	50	30	32	36	Sekunden.

Ich folgere aus beiden Versuchen:

Versuch 1.

a) Die Biene atmet mit den Hinterleibsmalen ein. Diese bisher noch unbewiesene Annahme findet ihre Bestätigung.

b) In Ermangelung einer sicheren Beweismöglichkeit nehme ich an, daß die der Streckbewegung des Hinterleibes vorausgehende rücken-bauchwärts wirkende Dehnung und Zusammenziehung jeweils den Anstoß zum Öffnen der Hinterleibsmale gibt. Beide Bewegungen erfolgen unwillkürlich nacheinander, die Hinterleibsmale öffnen sich bei jeder Dehnbewegung in der Längsrichtung. Das willkürliche Schließen der Hinterleibsmale scheint nicht möglich zu sein.

Versuch 2.

Die Brustmale atmen ebenfalls ein. Die Betäubung tritt infolge der Weite der ablaufenden Luftröhrenstämme und der geringen Entfernung der durch die Giftgase geschädigten Zellherde von der äußeren Atemöffnung rascher als bei der Gasaufnahme durch die Hinterleibsmale ein.

Atembeobachtungen am gefesselten Tier.

Die oben besprochenen Versuche führten zu dem Ergebnis, daß die Atemmale sowohl der Brust als auch des Hinterleibes einatmen. Bei der gleichartigen Form und Größe der Atemmale des Hinterleibes ist kaum zu zweifeln, daß sie gleichsinnig arbeiten und durchweg der Einatmung dienen. Bei den drei Atemmalpaaren der Brust, die in Größe und Form beträchtliche Unterschiede aufweisen, sind Zweifel berechtigt; es könnte sehr wohl nur das eine oder das andere als Einatmungsort in Frage kommen.

Es mußte also ein Weg gefunden werden, den ein- und austretenden Luftstrom jedes einzelnen Atemmales der Brust nachzuweisen. Zu diesem Zwecke wurden die Versuchstiere (Arbeitsbienen mit gekappten Stechborsten) in der in Abschnitt III, 1b besprochenen Weise auf eine dünne Paraffinplatte festgeheftet. Auf der Suche nach einem leichten Stoff, der den ein- uud austretenden Luftstrom eines Atemmales durch Bewegung anzeigt, fand ich flockigen Ruß am günstigen. Spinnenfäden bieten der Luft zu wenig Widerstand, Teile von Singvogeldaunen verhängen sich in den Stümpfen der abgeschabten Haare. G. d. Morison (19) hatte Holzkohlenpulver verwendet, aber seine Arbeit war mir am Beginn meiner Versuche noch nicht bekannt. Ich ziehe jedoch die Rußflocken wegen ihrer großen Oberfläche und geringem Gewicht dem Holzkohlenpulver vor, da dieses aufgestreut werden muß und leicht einen Reiz auf die Atemmale ausüben kann. An der Nadelspitze kann man dagegen die Rußflocken dem Atemmale unter der Lupe nähern, ohne dem Körper selbst zu nahe zu kommen. Beim Einatmen werden sie zum Atemmal hingerissen, beim Ausatmen abgeblasen, wenn die Nadelspitze in den Luftstrom gehalten wird. Durch Erwärmen während der Betrachtung z. B. mit einer Bogen-

lampe die zum Beleuchten des Körpers unter der Lupe dient oder durch Nähern eines mit Benzinoform getränkten Wattebausches lassen sich die Atembewegungen verstärken.

In Abschnitt III, 1b wurde bereits über die Öffnungs- und Schließbewegungen am ersten Brustmal berichtet. Diese Ergebnisse seien kurz wiederholt. Das erste Brustmal ist offen in den Atempausen, beim Einatmen (Streckbewegnng des Hinterleibes) und beim Ausatmen (Preßbewegung des Hinterleibes). Es schließt sich nur im Augenblick des Wendepunktes vom Ein- zum Ausatmen, wenn der Hinterleib seine größte Länge erreicht hat. Das Schließen der Atemöffnung selbst kann je nach der Stärke der Atembewegungen vollkommen oder auch nur teilweise geschehen.

Der ein- und austretende Luftstrom war am ersten Brustmal leicht nachzuweisen. Meine Feststellungen decken sich genau mit den Angaben von G. d. Morison (19). Das Abblasen der vorbrauchten Luft erzeugt einen wesentlich kräftigeren Strom als das Einatmen der Frischluft.

Am zweiten Brustmal lassen sich infolge seiner versteckten Lage keine Bewegungen unter der Lupe beobachten.

Ebensowenig waren Luftströmungen sicher festzustellen. Bei einzelnen Versuchstieren sah ich wohl die Rußteile an der Nadel in schwacher Bewegung, doch war es unklar, ob sie durch die ein- oder austretende Luft bewegt wurden.

Das dritte Atemmal zeigt lebhafte Bewegungen seines Schlosses. Die Beobachtung wird natürlich im Gegensatz zum ersten Brustmal durch die Lage des Verschlusses unter der Panzerfläche benachteiligt. Man nimmt lediglich ein Vorstoßen und Zurückschnellen einer hellen Fläche gegen die Panzerinnenwand wahr. Da dieser Vorgang auch hier mit der Umkehr von der Streck- zur Preßbewegung des Hinterleibes zusammenfällt, kann es sich nur um eine Schließbewegung handeln, der schnell das Öffnen folgt. Bei der raschen Folge der Ein- und Ausatmung ist die Länge des wirklichen Schlusses nicht sicher anzugeben, immerhin scheint das Atemmal während der ersten Zeit der Ausatmung noch geschlossen zu sein. In den Atempausen bleibt das Schloß zurückgezogen und das Atemmal ist offen. In vereinzelten Fällen nahm ich jedoch auch eine leicht zitternde Bewegung am Schlosse war, doch ließ sich nicht entscheiden, ob sie der Ausatmung oder dem Erregungszustand des Tieres zuzuschreiben war.

Das Einsaugen und Ausstoßen der Atemluft läßt sich an diesem Atemmale sehr deutlich erkennen und zwar ist die Stärke des Luftstromes in beiden Fällen annähernd gleich.

Leider ist an den Atemmalen des Hinterleibes infolge der raschen Pumpbewegungen eine genaue Beobachtung nicht möglich, doch ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Hinterleibsmale nur der Einatmung dienen.

Tauchversuche.

Beim Eintauchen der Biene in erwärmtes Wasser, wie es V. Richter (22) tat, bilden sich um die Brust, vornehmlich in der Halsgegend oder in der Nähe des Hinterleibsstieles Luftzonen, deren Umfang mit den Atembewegungen des Tieres wechselt. Es läßt sich nicht gut unterscheiden, wo die Atemluft austritt, da der Haarpelz das Vordringen des Wassers bis zum Panzer verhindert. Man kann diesem Mangel abhelfen, wenn man die Biene vor dem Tauchen von allen Seiten mit einem Wasserzerstäuber umsprüht. Die besten Ergebnisse erzielte ich, wenn ich die Haare der Brust in der Gegend der drei Atemmale auf beiden Seiten abschabte und mit einem feinen Pinsel zwischen den drei Atemmalen zwei senkrechte Grenzlinien von Vaseline zog und dann mit Wasser abstäubte. Nur auf diese Weise konnte ein Zusammenfließen der austretenden Luftblasen verhindert werden.

Nach dem Eintauchen der so vorbereiteten Bienen in Wasser (32 °C) traten an den drei Atemmalen der Brust Luftblasen verschiedener Größe auf. Die kleinste wird am zweiten Brustmal sichtbar, sie verändert ihre Größe bei den Atembewegungen fast nicht. Anders verhält es sich mit den großen Luftblasen am ersten und dritten Atemmal, hier wird die Luft bei jeder Dehnbewegung des Hinterleibes zum Teil eingezogen und bei der Preßbewegung wieder vorgestoßen. Die an diesen beiden Atemmalen ausgestoßenen Luftblasen sind hinsichtlich ihrer Größe verschieden, meist ist die Blase des ersten Males größer, doch kann auch der umgekehrte Fall eintreten, ja es kann nur eines von beiden eine Luftblase ausstoßen, die jedoch infolge ihrer Größe meist abreißt und nach oben steigt. Der Versuch kann mit einem Tier, das man nach dem Bad gründlich abtrocknen läßt, mehrmals wiederholt werden, doch müssen die Vaselinestreifen jedesmal vor neuerlichem Tauchen erneuert werden, da die Biene sie beim Putzen ihres Körpers verwischt.

An den Atemmalen des Hinterleibes sind nie Luftblasen zu beobachten, sofern man sie nicht durch einfaches Untertauchen der Biene ohne die vorher besprochene Vorbereitung mit hineinbringt.

Auf Grund der angeführten Versuche komme ich zu folgender Ansicht über die Bienenatmung:

Die Biene nimmt bei der Einatmung durch sämtliche Atemmale (fraglich, ob auch mit dem Brustmal 2) Frischluft auf. Gegen Ende der Streckbewegung des Hinterleibes schließen sich sämtliche Atemmale. (Brustmal 1 bei schwachem Atmen nicht vollkommen). Während der Ausatmung bleiben sämtliche Atemmale des Hinterleibes geschlossen, die der Brust jedoch nur im ersten Teil der Preßbewegung. Die durch die Atemmale des Hinterleibs aufgenommene Luft durchströmt den Bienenkörper von hinten nach vorn, der Luftstrom verteilt sich auf die Luftsäcke der Hinterbrust und tritt nach Maßgabe der Luftröhrenweite durch alle drei Atemmalpaare der Brust nach außen.

V. Zusammenfassung.

Die Hinterleibsmale der Biene liegen mitten in den Rückenschuppen des 4. bis 11. Ringes. Ihr Bau ist einheitlich. Als Hauptteile sind Näpfchen, Schloß und Luftröhrenstamm zu nennen. Das Schloß besteht aus zwei Schloßkegeln und einem Schloßbügel, es wird durch je einen Muskel geschlossen und geöffnet. Einer der beiden Schloßkegel ist beweglich. Das Schloß gestattet ein vollkommenes Versperren des Luftweges.

Die beiden Brustmale liegen zwischen den Bauchschuppen der Brustringe, sie münden in den Zwischenringfalten.

Das erste Brustmal ist besonders kräftig ausgebildet. Die lockere Aufhängung in der Zwischenringhaut und am Rand der zweiten Bauchschuppe gibt ihm große Bewegungsfreiheit. Über die Zwischenringhaut ragt nur eine mützenschirmartige Kappe hervor, sie kann die Atemöffnung abschließen. Ein Muskel, der das Vorderende der Luftröhre zurückzieht und die Kappe über der Lichtung der Luftröhre zum Einklappen bringt, schließt das Atemmal ab.

Annähernd gleiche Verhältnisse treffen wir bei anderen zur Familie der Bienen (Apidae) gehörigen Verwandten an, aber Vertreter der Wespenfamilie (Vespidae) weisen bemerkenswerte Unterschiede auf, doch ist der Grundplan der gleiche.

Das zweite Brustmal ist sehr klein, aber doch tätig, es durchbricht mit schlitzartiger Öffnung den hinteren Umschlagrand der zweiten Bauchschuppe und muß daher, entsprechend seiner Lage am Larvenkörper dem zweiten Brustring zugerechnet werden. Die Verschlußeinrichtung scheint zu fehlen, auch ein Muskel war nicht nachzuweisen.

Über die Bienenatmung habe ich folgende Ansicht gewonnen:

Die Biene nimmt Luft an allen Atemmalen während der Streckbewegung des Hinterleibes auf; dann werden die Hinterleibsmale während der Ausatmung (Preßbewegung des Hinterleibes) für die ganze Zeitdauer, die der Brust hingegen nur für den ersten Abschnitt der Preßbewegung geschlossen. Die verbrauchte Luft tritt ausschließlich durch drei Malpaare der Brust aus.

Das Offenstehen des ersten Brustmales während der oft minutenlangen Atempausen gestattet der einmal in sein Bereich gelangten Milbe, mühelos einzuwandern.

Schlußwort.

Das erfolgversprechendste, wenn auch für den Imker schmerzlichste Verfahren, die Milbenseuche zu bekämpfen, war bisher der Schwefeltod der befallenen Völker. In den Ländern, deren Bestände am meisten bedroht sind, hat es in neuerer Zeit nicht an Vorschlägen und Versuchen gefehlt, die Milben mit Gasen zu bekämpfen, ohne den Wirt selbst zu

schädigen. A. Rösch (23) berichtet über diese besonders in England und in der Schweiz vorgenommenen Versuche. Er schreibt: „Fast alle bisherigen Bekämpfungsversuche gingen von der Voraussetzung aus, daß es möglich sei, den Schmarotzer, also die Milben, in den Tracheen der befallenen Bienen durch giftige Gase zu töten, ohne die Bienen selbst dadurch zu schädigen. Dabei nimmt man allerdings bis heute noch ohne jeden zwingenden Grund an, daß bei den Bienen die Atmungstätigkeit so verläuft, daß durch die vorderen Brusttracheen eingeatmet, durch die Tracheenöffnungen des Hinterleibes ausgeatmet wird, so daß also die bei der Bekämpfung verwendeten Giftgase beim Atmen der Biene direkt auf die Schmarotzermilben in den vorderen Brusttracheen treffen würden."

Die bisherigen Erfolge mit Giftgasen, soweit man überhaupt von solchen sprechen kann (Schwefeldämpfe, Chlorpikrin, Frowsches Heilmittel), sind noch zu wenig einheitlich und geben kaum Anlaß zu großen Hoffnungen. Da nach meinen Untersuchungen die Giftgase durch alle Atemmale aufgenommen werden, ist auch bei größter Verdünnung der Gase eher anzunehmen, daß der Wirt geschädigt, als die Schmarotzer abgetötet werden. Dennoch darf kein Weg unbeschritten bleiben, um die weitere Verbreitung der für unsere ohnedies notleidende Bienenzucht so folgenschweren Krankheit zu verhindern.

Alle Maßnahmen der Seuchenbekämpfung setzen eine genaue Beobachtung der Lebensvorgänge voraus. Mit der vorliegenden Arbeit hoffe ich, einen bescheidenen Beitrag zur unserer Kenntnis von der Atmung der Honigbiene gegeben zu haben.

Literaturverzeichnis.

1. Armbruster, L., Zur Acarapisfrage. Archiv für Bienenkunde 1926, H. 8.
2. Betts, A. D., The First Spiracle. The Bee World, Vol. VI, Nr. 5. 1924.
3. — —, The Second an third Spiracles. The Bee World, Vol. VI, Nr. 7. 1924.
4. — —, Practikal Bee Anatomy. Published by The Apis Club, Benson, Oxon, England 1923.
5. Brocher, F., Recherches sur la respiration des Insectes aquatigues L'Hydrophile. Ann. Biol. lacustre Vol. V.
6. Brünnich, K., Zum Atemmechanismus bei den Insekten, speziell bei den Bienen. Archiv für Bienenkunde 1922, H. 4.
7. Buddenbrock, H. v., und Rohr, G. v., Die Atmung von Dixippus morosus. Zeitschrift für allg. Physiol. 1922, Bd. 20.
8. Buisson, M. d., Observations sur la ventilation Tracheeme des insectes. Bulletin Ac. R. Belgique 121, 2. 127—138. 1926.
9. Demoll, R., Untersuchungen über die Atmung der Insekten. Zeitschrift für Biologie. 1. Mitteilung Bd. 86, 1927, S. 45—66; 2. Mitteilung Bd. 87, 1927, S. 8—22. Zoolog. Jahrbücher; 3. Mitteilung 1928, S. 515—534.
10. Jordan, Herm., Die Regelung der Atmung bei Insekten und Spinnen. Zeitschrift f. vergl. Physiol. 8. 1927, 2. Bericht über die in niederländischer Sprache erschienene Dissertation von E. H. Hazelhoff.

11. Jordan, H. J., Allgemeine vergl. Physiologie der Tiere. Walter de Gruyter & Co., Berlin, Leipzig 1929.
12. Koch, Alb., Methoden zur Behandlung der Atemphysiologie der Insekten. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden.
13. Krancher, O., Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Diss. 1881. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 67. XXXV.
14. Künneth, Fr., Die Stigmenversorgung des Insektenthorax. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CXII, H. 1, 1914.
15. Landois, H., Die Ton- und Stimmapparate bei den Insekten (1867). Zeitschrift f. wiss. Zool. Jahrg. 1867.
16. Lee, M., Respiration of Insects. Science 66, 1701, 132—33. 1927.
17. — —, On the Mechanism of certain Orthoptera. Journal exper. zool. 412, 125—154. 1925.
18. Lehmann, F. E., Über die Entwicklung des Tracheensystems von Carausius morosus Br. nebst Beiträgen zur vergl. Morphologie des Insektentracheensystems.
Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Carausius morosus Br. Herausgegeben vom Zool. vergl. anat. Institut der Universität Zürich 1925.
19. Morison, G. d., The Muscles of the adult Honeybee. Quarterly Journal of Microscopial Science, Vol. 71. Part. III, 1927, 424—428, 447—448, 453—456.
20. Prell, H., Beiträge znr Kenntnis der Milbenseuche der Honigbiene, Archiv für Bienenkunde Jahrg. VIII, 1927, H. 7.
21. Rennie, John., Notes on Acarine Disease. The Bee World, Vol. III. Nr. 9. 1922.
22. Richter, J. V., Wie atmet die Biene? Der Deutsche Imker aus Böhmen Nr. 8, 1927.
23. Rösch, G. A., Neue Versuche zur Bekämpfung der Bienen-Milbenseuche. Archiv für Bienenkunde 1928, H. 7.
24. Snodgrass, R. E., The Anatomy of the Honeybee. Washington, Governement printing office 1910.
25. Vitztbum, Graf H., Der Erreger der Insel Wight Krankheit. Archiv für Bienenkunde 1923, H. 1—3.
26. -- —, Acarapis Studien. Archiv für Bienenkunde 1926, H. 8.
27. — —, Neue Acarapisstudien. Archiv für Bienenkunde 1927, H. 7.
28. Zander, E., Studien über die Honigbiene (Apis melifica). Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XCV, H. 4. 1910.
29. — —, Der Bau der Biene. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1922.
30. — —, Bienenkrankheiten. Erlanger Jahrbuch für Bienenkunde 1923. Bd. 1, S. 120—122. 1924, Bd. 2, S. 110—112.
31. — —, Nosema und Milbenseuche. Erlanger Jahrbuch für Bienenkunde 1925, Bd. 3, S. 338—357.
32. — —, Bienenkrankheiten. Erlanger Jahrbuch für Bienenkunde 1926, Bd. 4, S. 164—167. 1927, Bd. 5, S. 117—120. 1928, Bd. 6, 186—189.

Lebenslauf.

Ich, Otto Erich Wohlgemuth, evang.-lutherischer Konfession, wurde am 19. Dezember 1894 als Sohn des Möbelfabrikanten Carl Emil Wohlgemuth und seiner Ehefrau Alida geb. Reuther zu Annaberg im Erzgebirge geboren. Nach 4jährigem Besuch der Volksschule trat ich in das Realgymnasium meiner Heimatstadt ein. Im August 1914 meldete ich mich als Kriegsfreiwilliger und wurde am 14. September 1914 zum 4. Kgl. Sächsischen Feld-Artillerieregiment 48 eingezogen. Vom Frühjahr 1915 bis Kriegsende befand ich mich an der Westfront. Gelegentlich eines Heimaturlaubs legte ich im Oktober 1915 die Reifeprüfung am Realgymnasium zu Annaberg ab. Vom Winterhalbjahr 1915 bis Winterhalbjahr 1918 war ich als Studierender der Medizin an der Münchner Hochschule eingeschrieben. Mit Beginn meiner Studien im Kriegsnothalbjahr 1919 wechselte ich das Lehrfach und wandte mich der philosophischen Fakultät II. Sektion zu. In sechs Halbjahren hörte ich Zoologie, Botanik, Chemie und Physik, während der Ferien arbeitete ich am Hoferinstitut, teichwirtschaftliche Versuchsstation in Wielenbach praktisch in Fischerei und Bienenzucht. Mit dem Einsetzen der Inflation konnte meine als Rentnerin lebende Mutter die Mittel für das Studium nicht mehr aufbringen und ich war gezwungen ins erwerbstätige Leben zu treten und eine Stelle als Assistent beim Kreiswanderlehrer für Bienenzucht von Oberbayern anzunehmen. Mit meinem Dienstantritt erwarb ich die Bayerische Staatsangehörigkeit. Vom 1. Februar 1921 bis 15. Juli 1927 betätigte ich mich als Fachberater für Bienenzucht im Kreise Oberbayern. Am 16. Juli 1927 wurde ich als Assistent an die Landesanstalt für Bienenzucht — Erlangen berufen. In den Winterhalbjahren 1925—1928 arbeitete ich in München bezw. Erlangen an der vorliegenden Arbeit über „Die Atemmale“ (Stigmen) der Honigbiene und besuchte Vorlesungen und Übungen über Zoologie, Botanik, Geologie und Paläantologie.

Erlangen, den 13. Juni 1929.

Otto Erich Wohlgemuth.